

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNEE 1957

THÈSE

POUR

374

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLOME D'ÉTAT)

PAR

Lise, Arlette ROUGEUL

Née le 2 mars 1924, à Paris

Présentée et soutenue publiquement le 10 mai 1957

**EXPLORATION OSCILLOGRAPHIQUE
DE LA VOIE VISUELLE DU PIGEON**

**PROJECTIONS MÉENCÉPHALIQUES, TÉLÉNCÉPHALIQUES
ET CÉRÉBELLEUSES**

Président : M. J.-L. PARROT, Professeur

PARIS
IMPRIMERIE R. FOULON
29, RUE DEPARCIEUX, 29
1957

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNEE 1957

THÈSE

N°

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLOME D'ÉTAT)

PAR

Lise, Arlette ROUGEUL

Née le 2 mars 1924, à Paris

Présentée et soutenue publiquement le 10 mai 1957

**EXPLORATION OSCILLOGRAPHIQUE
DE LA VOIE VISUELLE DU PIGEON**

**PROJECTIONS MÉENCÉPHALIQUES, TÉLÉNCÉPHALIQUES
ET CÉRÉBELLEUSES**

Président : M. J.-L. PARROT, Professeur



PARIS

IMPRIMERIE R. FOULON

29, RUE DEPARCIEUX, 29

1957

PROFESSEURS HONORAIRES :

MM. Bénard (H.), Brocq (P.), Bulliard (H.), Cadenat (F.), Carnot (P.), Chabrol (Et.), Champy (C.), Chevassu (M.), Debré (R.), Delbet (P.), Donzelot (E.), Gastinel (P.), Guillaïn (G.), Halphen (E.), Harvier (P.), Laroche (G.), Laubry (Ch.), Lemaître (F.), Lévy-Solal (E.), Lhermitte (J.), Lian (C.), Loeper (M.), Marion (G.), Mathieu (P.), Mocquot (P.), Mondor (H.), Mulon (P.), Olivier (E.), Richet (Ch.), Sannié (Ch.), Sézary (A.), Tanon (L.), Velter (E.).

DOYEN Léon BINET
Membre de l'Institut

ASSESEUR Jean VERNE

I. — PROFESSEURS

	MM.
Anatomie	CORDIER (G.)
Anatomie pathologique	DELARUE (A.)
Bactériologie	FASQUELLE (R.)
Biochimie médicale	JAYLE (M.-F.)
Biologie appliquée à l'Éducation physique et aux Sports	CHAILLEY-BERT (P.)
Biologie médicale	FAUVERT (R.)
Cancérologie médicale et sociale	BERNARD (J.)
Clinique de cardiologie	MOUQUIN (M.)
Cliniques chirurgicales	Beaujon SICARD (A.)
	Cochin QUÉNU (J.)
	Hôtel-Dieu MÈNÉGAUX (G.)
	Salpêtrière MOULONGUET (P.)
Clinique chirurgicale réparatrice et orthopédique	MERLE D'AUBIGNÉ (R.)
Clinique de chirurgie cardio-vasculaire	DE GAUDART-D'ALLAINES (F.)
Clinique de chirurgie infantile et orthopédie	FÈVRE (M.)
Clinique de chirurgie pleuro-pulmonaire	MONOD (R.)
Clinique gynécologique	FUNCK-BRENTANO (P.)
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques	DEGOS (R.)
Clinique des maladies des enfants	CATHALA (J.)
Clinique des maladies infectieuses	MOLLARET (P.)
Clinique des maladies mentales et de l'encéphale	DELAY (J.)
Clinique des maladies métaboliques	HAMBURGER (J.)
Clinique des maladies du sang	CHEVALLIER (P.)
Clinique des maladies du système nerveux	ALAJOUANINE (T.)
Cliniques médicales	Bichat JUSTIN-BESANÇON (L.)
	Broussais DE GENNES (L.)
	Cochin MOREAU (R.)
	Hôtel-Dieu BARIÉTY (M.)
Clinique médicale d'hydro-climatologie thérapeutique	DEBRAY (C.)
Clinique médicale propédeutique	PASTEUR VALLERY-RADOT (L.)
Clinique médico-sociale du diabète sucré et des maladies de la nutrition	BOULIN (R.)
Clinique de neuro-chirurgie	PETIT-DUTAILLIS (D.)
Cliniques obstétricales	Baudelocque LACOMME (M.)
	Port-Royal VARANGOT (J.)
Clinique d'obstétrique et de gynécologie	LANTUÉJOUL (P.)
Clinique ophtalmologique	RENARD (G.)
Clinique oto-rhino-laryngologique	AUBIN (A.)
Clinique de pneumo-phtisiologie	BERNARD (E.)
Clinique psychiatrique infantile	HEUYER (C.)
Clinique de puériculture	LELONG (M.)
Clinique rhumatologique médicale et sociale	COSTE (F.)
Clinique stomatologique	DECHAUME (M.)
Clinique thérapeutique chirurgicale	SÈNÈQUE (J.)
Clinique thérapeutique médicale	LEMAIRE (A.)

Clinique urologique	FÉY (B.)
Embryologie	GIROUD (A.)
Génétique médicale	LAMY (M.)
Histoire de la médecine et de la chirurgie	SOULIÉ (P.)
Histologie	VERNE (J.)
Hygiène et clinique de la première enfance	TURPIN (R.)
Hygiène et médecine préventive	JOANNON (C.)
Médecine légale	PIÉDELIEVRE (R.)
Médecine du Travail	DESOLLE (H.)
Parasitologie et histoire naturelle médicale	GALLIARD (H.)
Pathologie chirurgicale	COUVELAIRE (R.)
Pathologie exotique	LAVIER (G.)
Pathologie expérimentale et comparée	LENÈGRE (J.)
Pathologie humorale et immunologie expérimentale (chaire à titre personnel)	MERKLEN (F.)
Pathologie médicale	DECOURT (J.)
Pathologie et thérapeutique générales	GARCIN (J.)
Pédiatrie sociale	MARIE (J.)
Pharmacologie et matière médicale	HAZARD (R.)
Physico-chimie médicale (chaire à titre personnel)	DOGNON (A.)
Physiologie	BINET (L.)
Physique médicale	STROHL (A.)
Radiologie médicale	DESGREZ (H.)
Technique chirurgicale	PATEL (J.)
Thérapeutique	BROUET (G.)

II. — PROFESSEURS SANS CHAIRE MAÎTRES DE CONFÉRENCES-AGREGÉS ET AGREGÉS

MM.	MM.
Anatomie { DELMAS (A.) <i>pr. s. ch.</i> CABROL (C.) DEBEYRE (J.) OLIVIER (G.)	Neurologie LHERMITTE (F.) { GRASSET (J.) LE LORIER (G.) LEPAGE (F.)
Anatomie pathologique { GALTHIER-VILLARS (Mlle P.) <i>pr. s. ch.</i> BUSSER (F.) GOUYGOU (Ch.)	Obstétrique MERGER (R.) { MORIN (P.) RAVINA (J.) ROBEY (M.)
Bactériologie { NÉVOT (A.) <i>pr. s. ch.</i> CHRISTOL (D.)	Ophthalmologie { BRÉGEAT (P.) DESIGNES (P.)
Biochimie médicale { ETTORI (J.) <i>pr. s. ch.</i> DESGREZ (P.) POLONOVSKI (J.) SCHAPIRA (R.)	Orthopédie JUDET (R.)
Biologie médicale BOURLIÈRE (F.)	Oto-rhino- laryngologie { AUBRY (M.) MADURO (R.)
Dermato- Syphiligraphie DUPERRAT (F.)	Parasitologie { BRUMPT (L.-C.) CHABAUD (A.)
Embryologie Tuchmann-Duplessis (H.)	{ ABOULKER (P.) BARCAT (J.) BAUMANN (J.) CAUCHOIX (J.) DUBOST (C.) FAUREL (J.)
Histologie { N... N...	Pathologie chirurgicale { FLABEAU (F.) GERMAIN (A.) GOSSET (J.) LAURENCE (G.) LORTAT-JACOB (J.) MATHEY (J.) OLIVIER (Cl.) POILLEUX (F.) THOMERET (G.) VERNE (J.-M.)
Hydrologie CORNET (A.)	
Hygiène { BOYER (J.) <i>pr. s. ch.</i> DEPARIS (M.) <i>pr. s. ch.</i>	
Maladies infectieuses BASTIN (R.)	
Médecine légale { DEROBERT (L.) <i>pr. s. ch.</i> GAULTIER (M.) HADENGUE (A.)	
Médecine du travail ALBAHARY (C.)	
Neuro-chirurgie DAVID (M.)	Pathologie expérimentale { LOEPER (J.) MAURICE (P.)

	MM.		MM.
Pathologie médicale	BOUDIN (G.)	Pharmacologie	CHEYMOL (J.) <i>pr. s. ch.</i>
	BOUVIER (J.-B.)		LEVY (Mlle J.) <i>pr. s. ch.</i>
	BRICAIRE (H.)	Physiologie	BARJETON (D.) <i>pr. s. ch.</i>
	BRISSAUD (H.)		PARROT (J.) <i>pr. s. ch.</i>
	CASTAIGNE (P.)		DEJOURS (P.)
	CONTE (M.)	Physique médicale	DJOURNO (A.) <i>pr. s. ch.</i>
	DEROT (M.)		GOUGEROT (L.)
	DOMART (A.)	Pneumo- Phtisiologie	KREIS (B.)
	LAMOTTE (M.)		
	LAROCHE (C.-P.)	Psychiatrie	PICHOT (P.)
	MACREZ (Cl.)		
	MILLIEZ (P.)	Psychiatrie infantile	MICHAUX (L.)
	PÉQUIGNOT (H.)		
	PERRAULT (M.)	Rhumatologie	DELBARRE (F.)
	RAMBERT (P.)		
	ROYER (P.)	Stomatologie	CERNÉA (P.)
	THIEFFRY (St.)		CHAPUT (Mme A.)
Pédiatrie	TURIAT (J.)	Thérapeutique	CHASSAGNE (P.)
	WOLFROMM (R.)		
	N...	Urologie	KUSS (R.)
	JOSEPH (R.)		
	MOZZICONACCI (P.)		
	POLONOVSKY (Cl.)		

III. — PROFESSEURS SANS CHAIRE ET AGREGES CHARGES DE COURS DE CLINIQUE ANNEXE

A TITRE PERMANENT

	MM.		MM.
Clinique chirurgicale	AMELINE (A.)	Clinique obstétricale	MAYER (M.)
	HUGUIER (J.)		
	LÉGER (L.)	Clinique ophtalmologique	OFFRET (G.)
	PADOVANI (P.)		
	ROUX (M.)		
Clinique médicale	DREYFUS (Gilbert)	Clinique pédiatrique	LAPLANE (R.)
	HAGUENAU (J.) <i>pr. s. ch.</i>		
	KOURILSKY (R.)		
	MARCHAL (G.)	Clinique psychiatrique	BARUK (H.)
Clinique neurologique	DE SÈZE (S.)		

Secrétaire général de la Faculté M. MOREL (J.)
 Secrétaire Mlle CHAINTREUIL (G.)

Conservateur, chargé de la direction M. le Docteur HAHN (A.)
 Conservateur Mlle GOICHON (A.)
 Bibliothécaires } Mlles DUMAITRE (P.), LAURENT (H.),
 } LE NOIR (G.), QUIÉVREUX (E.)

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'Ecole a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

A MON PRÉSIDENT DE THÈSE

MONSIEUR LE PROFESSEUR J.-L. PARROT

Professeur sans chaire
à la Faculté de Médecine de Paris (Physiologie)
Chevalier de la Légion d'Honneur

*Qui, depuis bien des années, a toujours
voulu suivre mon travail avec tant de bien-
veillance et, j'ose le dire, d'amitié.*

*Je n'oublierai pas que c'est à lui que je
dois d'être entrée dans la carrière physio-
logique.*

A MONSIEUR LE PROFESSEUR LÉON BINET

Professeur de la Chaire de Physiologie
de la Faculté de Médecine de Paris

Doyen de la Faculté de Médecine de Paris

Membre de l'Institut

Grand Croix de la Légion d'Honneur

Membre de l'Académie de Médecine

Membre du Conseil de l'Ordre National de la Légion d'Honneur

A qui rien de ce qui touche à la Physiologie n'est étranger, je me permets de dédier ce modeste essai sur les mécanismes visuels centraux du Pigeon, n'ignorant pas le vif intérêt qu'il a toujours porté à la Physiologie comparée.

A TOUS MES MAÎTRES
DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

A MONSIEUR LE PROFESSEUR GÉRY

Admirable enseignant, dont je garde vivant le souvenir, à la fois de son immense patience et de sa verve si spirituelle et mordante.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR M. ARON

Dont j'ai apprécié la lumineuse clarté d'esprit, et l'agréable enseignement.

Je lui dois sans doute mon goût pour l'étude histologique.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR KAYSER

Qui a toujours été pour moi plein de bienveillance, et dont je n'oublie pas les cours à la présentation toujours neuve et originale.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR THIÉBAUT

A MONSIEUR LE PROFESSEUR CL. ARON

A MONSIEUR LE PROFESSEUR MARX

A TOUS MES MAÎTRES
DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE STRASBOURG

AU REGRETTÉ PROFESSEUR D. FÉREY

ET

A MADAME LE DOCTEUR J. FÉREY

Qui m'ont initiée aux méthodes neuro-chirurgicale et électroencéphalographique, et dont je ne puis oublier l'accueil plein de bonté.

J'ai certainement vécu dans leur service une de mes années les plus passionnantes et les plus fructueuses.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR PATAY

A TOUS MES MAÎTRES
DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE RENNES

A MONSIEUR LE PROFESSEUR DELL

Qui me donna, à Strasbourg, mes premiers cours de Physiologie nerveuse, et acheva de me décider dans le choix de ma carrière.

À MONSIEUR LE PROFESSEUR SCHERRER

A qui je tiens à dire ma gratitude pour ses encouragements pleins de tact et de gentillesse.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR A. FESSARD

Professeur au Collège de France
Directeur du Centre d'Etudes de Physiologie Nerveuse
du Centre National de la Recherche Scientifique

*Qui m'a accueillie voici quatre années
parmi ses chercheurs. Je ne saurais trop le
remercier de son intérêt bienveillant, de ses
judicieux conseils, et de m'avoir fait lar-
gement bénéficier des ressources de son
laboratoire.*

A MADAME LE PROFESSEUR D. ALBE-FESSARD

*Que je veux remercier de m'avoir accep-
tée comme collaboratrice au cours de tra-
vaux souvent passionnants, et qui furent
pour moi pleins d'enseignements.*

A MONSIEUR LE PROFESSEUR P. BUSER

Qui a inspiré et dirigé ce travail, me prodiguant sans relâche ses conseils, ses encouragements et ses critiques.

Qu'il en soit ici très cordialement remercié.

Que tous mes collègues du laboratoire trouvent ici l'expression de ma reconnaissance pour l'amitié qu'ils m'ont témoignée, et les conseils qu'ils ont toujours été prêts à me donner.

Je remercie Madame J. LAPLANTE pour l'aide précieuse qu'elle m'a apportée, en particulier dans la partie histologique et iconographique de cette thèse, ainsi que Mme COMBES et MM. ALÉONARD, ALLARD, RICHARD, et tous les membres du personnel technique, dont j'ai apprécié le dévouement et l'ingéniosité.

CENTRE D'ETUDES DE PHYSIOLOGIE NERVEUSE
DU C.N.R.S.

LABORATOIRE DE BIOLOGIE ANIMALE II
PCB, FACULTÉ DES SCIENCES

INTRODUCTION

Nul ne peut contester que la vision tient un rôle essentiel dans la vie des Oiseaux, aussi n'est-il pas étonnant que maints ouvrages, tant physiologiques qu'anatomiques, et plus récemment, psychophysiologiques, aient traité des diverses questions qui s'y rapportent : structure de l'œil, organisation de la rétine (ROCHON-DUVIGNEAUD), nature des processus de l'activation photochimique des récepteurs (WÄELCHI, KÜHNE), importance de la vision dans le comportement (C. HESS, LORENZ, TINBERGEN), effets de la lumière, enfin, sur l'activité du système endocrinien (J. BENOIT).

Entre autres problèmes, celui plus particulier de l'organisation fonctionnelle des voies optiques et de la localisation des structures centrales directement en rapport avec la vision, a fait l'objet de nombreuses études, dont certaines, déjà anciennes, sont maintenant classiques.

La recherche, par les méthodes physiologiques, du « centre visuel » des Oiseaux a beaucoup préoccupé les auteurs du XIX^e siècle (FLOURENS, RENZI, BECHTEREW, STEFANI, SCHRADER, LUCIANI). Il en est résulté une importante somme de travaux, dont les conclusions, bien que suggestives, sont souvent contradictoires, et malheureusement limitées par l'imprécision de la méthode utilisée alors : celle-ci consistait en effet, presque toujours, à observer le comportement d'oiseaux privés de diverses formations cérébrales. D'une façon globale, ces conclusions ont été les suivantes : le centre de la vision est situé au niveau du mésencéphale, dans les toits optiques ; mais certains auteurs mettent en doute le caractère indispensable de ces formations dans la fonction visuelle ; ils admettent, en effet, que le télencéphale doit pouvoir, dans une certaine mesure, pallier leur absence. La question restait toutefois non résolue, et semble même avoir suscité de vives controverses.

D'autre part, dès la fin du siècle dernier, la mise au point des techniques histologiques modernes (coloration et imprégnation) a permis aux anatomistes une investigation poussée des structures et des voies nerveuses centrales. Toutefois les schémas qui dès lors ont été proposés pour l'organisation du système visuel (BELLONCI, CAJAL,

SALA, KAPPERS, HUBER, CROSBY) paraissent tantôt trop complexes, tantôt insuffisants : c'est ainsi, par exemple, qu'il est difficile de décider quelles sont, parmi les nombreuses connexions reliant le toit optique à d'autres structures de l'encéphale, celles qui sont réellement en rapport avec la vision ; tandis que les données manquent sur les voies susceptibles de conduire des afférences optiques vers le télencéphale.

Plus récemment, l'apparition des méthodes d'exploration de l'activité électrique des centres nerveux laissait espérer, grâce aux nouveaux moyens d'investigation qu'elles apportaient, de résoudre les problèmes restés en suspens : ces méthodes rendaient en effet possible la localisation directe des structures superficielles ou profondes activées par la stimulation de la voie visuelle, ce qui présente un avantage appréciable sur les procédés d'observation du comportement, et, d'autre part, permettaient de décider de l'importance fonctionnelle des faisceaux de fibres dont on connaissait anatomiquement le trajet. On peut dès lors s'étonner de ce que seul un petit nombre d'auteurs (BREMER, DOW et MORUZZI, WHITLOCK, BUSER) se soit attaché, dans les périodes récentes, à appliquer cette technique nouvelle au problème précis des projections visuelles chez les Oiseaux.

Il nous a donc semblé intéressant de chercher à apporter quelques résultats nouveaux dans ce domaine.

Utilisant comme matériel principal le Pigeon, nous avons voulu préciser la distribution des fibres optiques dans l'encéphale et plus particulièrement leurs divers niveaux de projection. La méthode d'exploration électrique nous a permis d'aborder aisément non seulement le mésencéphale, territoire qu'il semblait le plus naturel d'analyser étant donné ses fonctions optiques bien connues, mais encore d'autres centres facilement accessibles, télencéphale et cervelet, dont la participation aux intégrations visuelles avait été, pour le premier, soupçonnée par les anciens physiologistes, on vient de le voir, et pour le second, reconnu, plus près de nous par les anatomistes, et aussi dans de récents travaux électrophysiologiques.

Il ne pouvait bien entendu pas être question, dans ce travail, de perdre de vue les apports antérieurs, ceux de la physiologie opératoire, comme aussi ceux de l'anatomie. Nous nous sommes efforcé de nous reporter sans cesse à ces deux groupes d'investigations ; toutefois, n'ayant pas toujours rencontré des données structurales susceptibles d'expliquer nos résultats, nous nous sommes nous-même astreint à des vérifications d'ordre histologique. En somme, bien que l'exploration oscillographique ait constitué notre thème principal dans ce travail, une place a été également faite à l'étude structurale. Tel est le cadre de ce que nous allons présenter ci-dessous.

TECHNIQUES

I. — CHOIX ET PRÉPARATION DES ANIMAUX

Nous avons utilisé avant tout le Pigeon (110 animaux), et accessoirement, à titre de vérification de la généralité de nos résultats, quelques individus d'autres espèces (Moineaux, Mouettes, Corbeaux). Les animaux sont anesthésiés localement par des injections de Syncaïne sous la peau du crâne, ainsi qu'aux points d'émergence des nerfs sensitifs correspondant aux territoires où sont pratiquées des interventions douloureuses. Cette anesthésie est renouvelée au fur et à mesure des besoins, dès que l'animal manifeste quelque douleur.

L'oiseau est maintenu par un corselet souple qui empêche les mouvements d'ailes. La tête est immobilisée dans un appareil stéréotaxique de Horsley-Clarke au moyen des différentes pièces de contention légèrement modifiées par rapport aux pièces standard.

II. — MÉTHODES OPÉRATOIRES

a) MISE A NU DE L'ENCEPHALE

Après incision médiane de la peau, on enlève à la pince-gouge l'ensemble de la calotte crânienne, de manière à dégager entièrement le télencéphale et la face supérieure du cervelet, et latéralement, la face externe des lobes optiques. La dure-mère est soigneusement préservée et secondairement réclinée en évitant de blesser les sinus médian et antérieurs. Pour dégager la face supérieure des lobes optiques, on doit, soit soulever le télencéphale qui la recouvre, soit en détruire le pôle postérieur par aspiration ménagée, après avoir enlevé la lamelle osseuse qui s'interpose entre télencéphale et lobe optique.

b) ENUCLEATION DU GLOBE OCULAIRE

Pour dégager le nerf optique, dans le but de le stimuler électriquement, il est nécessaire d'enucléer le globe oculaire : après anesthésie locale complémentaire des paupières et des points sensibles du

plancher de l'orbite, on découpe les paupières et l'on dissèque le globe et les muscles oculomoteurs ; enfin, lorsque l'énucléation est terminée, on dégage soigneusement le nerf optique, qui est très court, de sa gaine de muscles.

c) SECTION DE LA COMMISSURE POSTERIEURE

Après avoir légèrement récliné la région antérieure du cervelet et soulevé (ou détruit) le pôle postérieur du télencéphale, qui viennent recouvrir le mésencéphale médian, nous avons pratiqué, sous le contrôle de la vue, la section de la commissure postérieure ; au cours de cette opération, nous avons toujours pris soin de ne pas léser le carrefour vasculaire qui siège dans cette région.

d) ABLATION DU LOBE OPTIQUE

Nous avons réalisé l'ablation totale du toit optique en extirpant tout le lobe, soit par aspiration ménagée, soit, mieux, en l'enlevant en bloc au moyen d'une anse métallique montée, ce qui permet de vérifier immédiatement que l'ablation a été totale. L'animal supporte parfaitement cette intervention. Cependant, lorsque nous avons voulu pratiquer l'ablation des deux lobes optiques, nous avons ménagé un laps de temps entre les deux extirpations, soit quelques heures, soit plusieurs semaines. Dans ce dernier cas, nous avons, à la suite de la première intervention, rempli la cavité d'un morceau d'éponge de gélatine (Spongel) imbibé d'une solution antibiotique, et recousu la peau à la soie.

Au cours de ces diverses interventions, l'hémostase était réalisée par de fines ligatures et par des applications de Spongel.

Pendant les opérations, ainsi qu'en cours d'expérience, nous nous sommes appliqué à maintenir le cerveau en bon état physiologique par des irrigations fréquentes au liquide de Ringer tiède ; nous n'avons pas, en général, utilisé d'huile minérale.

III. — PROCÉDÉS DE DÉRIVATION

a) DERIVATIONS SUPERFICIELLES

Pour recueillir les phénomènes électriques à la surface de l'encéphale, nous avons utilisé des fils d'argent souple, dont l'extrémité, garnie de coton, est taillée en pointe très amincie et imbibée de

liquide de Ringer. Ces électrodes permettent des dérivations sélectives sur des surfaces très réduites, sans déterminer aucun traumatisme.

Nous avons généralement pratiqué des dérivations monopolaires : les deux électrodes étant reliées à l'entrée de la chaîne d'amplification, l'une d'elles, l'électrode exploratrice « active », est placée en divers points des structures étudiées, tandis que l'autre, « indifférente », est placée en une zone telle que l'os situé en avant du télencéphale, ou celui en arrière du cervelet, ou bien même sur le pôle occipital du télencéphale, c'est-à-dire en une région dont nous savons qu'elle est électriquement muette en ce qui concerne la stimulation visuelle.

b) DERIVATIONS PROFONDES

Les dérivations à l'intérieur des tissus ont été effectuées au moyen de deux types d'électrodes : soit des électrodes métalliques relativement fines isolées sauf à la pointe (diamètre de pointe : 10-30 microns), soit des micropipettes de verre (moins de 1 micron à la pointe). Il est évident que, étant donné les différences de dimensions des extrémités, ces deux types ne conviennent pas pour les mêmes recherches.

Les électrodes métalliques sont réalisées à partir d'aiguilles d'acier affinées à l'acide nitrique. L'isolement est obtenu par une série de 6 à 8 bains de vernis liquide suivis chacun d'une heure de cuisson au four à 120°. A condition de retirer très lentement les aiguilles du bain (1 cm en 30 minutes par exemple), on obtient un enduit relativement uniforme. A la fin de ces opérations, l'aiguille est isolée sauf à l'extrême pointe (restée nue dans la plupart des cas ou dénudée au besoin). Les microélectrodes de verre sont étirées à l'aide de la microforge de De Fonbrune, puis remplies, par ébullition, d'une solution de KCL 3 M. Leur diamètre de pointe, vérifié au microscope, doit être inférieur au micron.

IV. — DISPOSITIF D'AMPLIFICATION

Dans tous les cas de dérivation par électrodes à faible résistance (électrodes superficielles ou électrodes profondes métalliques), une ou deux chaînes d'amplificateurs de type courant en électrophysiologie (montage symétrique différentiel) étaient utilisées. La différentialité était toujours suffisante pour réaliser une élimination convenable des

signaux en phase. Un tel dispositif garantissait donc l'indépendance de deux enregistrements simultanés, en deux points actifs, par rapport à une même indifférente.

Dans le cas de dérivation par micropipettes de verre, ou même par électrodes métalliques très fines, l'importance de la résistance électrode-tissus rendait nécessaire l'utilisation d'un dispositif changeur d'impédance (montage en « cathode-follower »), à l'entrée des amplificateurs.

V. — PROCÉDÉS D'ENREGISTREMENT

Les enregistrements ont été effectués soit au moyen d'un scripteur à plumes du type de ceux utilisés couramment en électroencéphalographie, soit, surtout, sur oscillographe cathodique Cossor (modèle 1.049) à deux traces. Cette dernière technique permet, on le sait, grâce à l'étalement du phénomène et l'absence d'inertie de l'appareil, une analyse plus fine des activités enregistrées.

Une mention particulière doit être faite des techniques appliquées lorsque nous avons cherché à pratiquer des dérivations intracellulaires : dans ce cas, l'un des spots de l'oscillographe, relié à un amplificateur continu, enregistre, à faible amplification, les variations du potentiel permanent de l'électrode, tandis que l'autre spot, relié à une chaîne alternative à plus forte amplification, montre, avec une légère distorsion, l'allure des phénomènes transitoires dérivés.

Nous avons, pour la présentation de nos enregistrements, adopté la convention habituelle selon laquelle, lorsque l'électrode focale est négative par rapport à l'indifférente, la déviation du tracé s'effectue vers le haut.

VI. — PROCÉDÉS DE STIMULATION

Nous avons pratiqué deux genres de stimulation de la voie optique : la stimulation lumineuse de l'œil, et la stimulation électrique du nerf optique ainsi que, dans certains cas, celle du toit optique.

a) STIMULATION LUMINEUSE

Nous avons utilisé généralement un phare à incandescence muni d'un obturateur, placé à très courte distance (quelques cm) de l'œil

à stimuler ; l'obturateur permet de réaliser soit des éclairs brefs (de $1/100^e$ à $1/25^e$ de seconde), soit un éclaircissement continu. Afin d'éviter une diffusion parasite de la lumière à l'autre œil, nous avons aveuglé ce dernier en appliquant sur la paupière fermée un écran d'étoffe noire, ou parfois même nous avons pratiqué son énucléation. Pour marquer l'instant de la stimulation, une cellule photoélectrique soit transmet un signal sur une des chaînes du scripteur, soit est appelée à déclencher le balayage de l'oscillographe cathodique, selon que l'on emploie l'un ou l'autre mode d'enregistrement.

Dans certaines expériences qui ont requis une stimulation concomitante des deux yeux, nous avons utilisé deux phares identiques à incandescence, munis d'un dispositif permettant de diriger avec précision le faisceau lumineux sur chaque œil.

b) STIMULATION ÉLECTRIQUE

Dans tous les cas nous avons utilisé un stimulateur électronique qui, d'une part, déclenche le balayage de l'oscillographe, et d'autre part délivre un ou deux chocs brefs (0,4 ms), à fréquence variable, et dont on peut modifier indépendamment les délais par rapport à l'instant du déclenchement, c'est-à-dire régler à volonté l'intervalle séparant les deux chocs. Un tel dispositif pouvait en particulier convenir pour les expériences de stimulations combinées.

1) *Stimulation du nerf optique.* — Après avoir disséqué le nerf comme il a été indiqué, nous avons utilisé deux électrodes métalliques isolées sauf à l'extrémité ; l'une d'elles était une pointe aiguë piquée dans le nerf, l'autre reposait sur celui-ci, à quelque distance de la première.

2) *Stimulation du toit optique.* — Nous avons appliqué les chocs entre deux électrodes de fil d'argent souple terminées par une boule de faible diamètre (quelques $1/10^{es}$ de mm) placées à la surface de la structure.

VII. — TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Dans plusieurs circonstances différentes, nous avons eu recours à l'histologie : pour contrôler certaines interventions pratiquées en cours d'expérience, pour repérer des niveaux particuliers de dérivation profonde, et enfin dans le but d'effectuer une étude anatomique plus analytique.

a) CONTROLE ANATOMIQUE D'INTERVENTION

Pour contrôler avec précision les interventions telles que l'ablation d'un lobe optique ou la section de la commissure postérieure, nous avons effectué des coupes frontales sériées des cerveaux préalablement fixés au formol. Ces coupes ont été faites, soit après inclusion à la paraffine (coupes de 5 à 10 μ), soit à la congélation et nécessairement alors plus épaisses (50 à 100 μ). Une coloration courante au carmin aluné s'est révélée suffisante pour cet examen de contrôle.

b) REPERAGE DE POINTES D'ELECTRODES PROFONDES

Pour le repérage des niveaux de dérivation profonde, avec électrodes métalliques fines, nous avons utilisé la méthode au bleu de Prusse, qui permet de situer la pointe de l'électrode dans une situation déterminée intéressante. On pratique une électrolyse ménagée en reliant l'électrode profonde — focale — au pôle positif d'une source continue, et l'électrode indifférente au pôle négatif. On fait passer pendant 30 s un courant de 50 microampères. Par fixation de la pièce dans une solution de ferrocyanure de K formolée, on fait apparaître en bleu le point d'électrolyse, très visible sur les coupes colorées au carmin (ADRIAN et MORUZZI, 1939). On peut pratiquer également de petites coagulations quand on utilise les microélectrodes de verre, ce qui aide à retrouver sur les coupes le fin trajet de la micropipette.

Ces procédés étant traumatisants, eu égard à la petitesse des structures étudiées on ne peut les pratiquer qu'un nombre réduit de fois au cours d'une même expérience.

c) ETUDE ANATOMIQUE FINE

Pour l'étude du trajet des fibres dans les voies optiques primaires, une des méthodes dites de dégénérescence (technique du type Marchi) a été utilisée. Ces techniques seront détaillées ci-dessous dans le chapitre consacré aux caractéristiques histologiques du nerf optique.

PREMIÈRE PARTIE

L'ACTIVITÉ DU MÉSENCÉPHALE
SUSCITÉE PAR LA STIMULATION
DE LA VOIE VISUELLE

Depuis longtemps on sait que les Oiseaux possèdent un centre visuel mésencéphalique pair, représenté par les deux toits optiques, chaque toit recevant les fibres optiques de l'œil contralatéral après croisement au niveau du chiasma.

Déjà FLOURENS, en 1824, pratiquait des ablations de ces structurés sur le Pigeon. En observant le comportement des animaux ainsi opérés, il constatait, rapporte-t-il, après destruction d'un toit, la perte de la vision de l'œil contralatéral, et après ablation bilatérale, une cécité complète.

De nombreux auteurs après lui ont, dans l'ensemble, confirmé ses résultats, en employant les mêmes méthodes, et nous ont laissé ce schéma classique de deux centres visuels quasi indépendants, chacun en relation avec l'œil opposé.

Nous exposerons dans cette première partie quelques apports de la méthode électrophysiologique à cette façon d'envisager les projections visuelles mésencéphaliques des Oiseaux. Auparavant, dans un très bref rappel anatomique, nous exposerons la morphologie et les connexions des toits optiques.

CHAPITRE 1

RAPPEL ANATOMIQUE

Le toit optique des Oiseaux est l'homologue du tubercule quadrijumeau antérieur des Mammaliens. Mais alors que les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs de ces derniers sont extérieurement distincts, ici les tubercules antérieurs recouvrent les tubercules postérieurs et l'ensemble forme les tubercules bijumeaux ou lobes optiques (*fig. 1, l.o.*); les deux lobes, formations grossièrement hémisphériques rejetées latéralement, en avant et en dehors du cervelet, sont séparés l'un de l'autre par le mésencéphale médian, auquel ils sont largement raccordés par leur face interne. Le toit optique forme une coque de 1 à 2 mm d'épaisseur enveloppant les régions centrales du lobe, qui sont un ensemble de noyaux à fonction acoustique (et probablement vestibulaire), homologue du tubercule quadrijumeau postérieur mammalien. Ces deux structures, superficielle et profonde, sont en partie séparées par un ventricule qui s'incurve parallèlement à la surface, en partie étroitement accolées, aux frontières de ce ventricule.

Du chiasma (*ch.*) part de chaque côté la bandelette optique (*b.o.*) : c'est une épaisse lame blanche qui cravate le diencéphale et le cache en majeure partie, et qui, en arrière, va se raccorder au toit optique par une large racine.

Nous nous référons, pour les données suivantes, au travail de KAPPERS, HUBER et CROSBY (1936). Les fibres optiques venant de chaque œil traversent la ligne médiane dans le chiasma. Peu après, un petit nombre de fibres se détache de l'ensemble : les unes vont au noyau genouillé latéral du thalamus, les autres gagnent certains petits noyaux mésencéphaliques qui paraissent en relation avec les noyaux moteurs oculaires. Mais les fibres optiques en grande majorité suivent la bandelette optique et vont s'épanouir sur toute la surface du toit optique, et y pénètrent après s'être coudées à angle droit. Elles

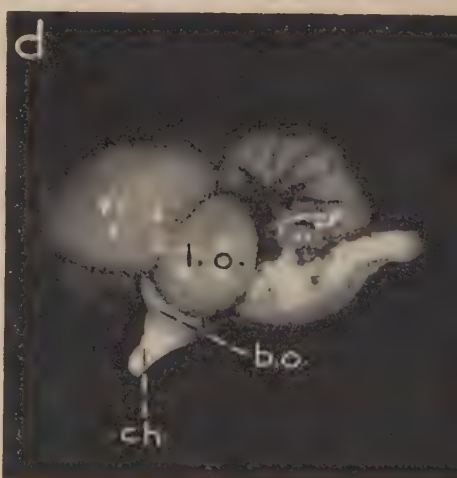
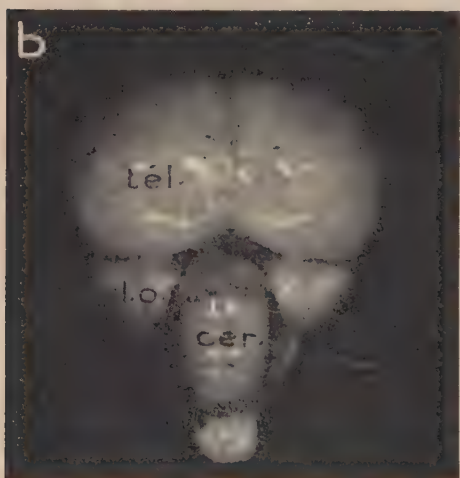


FIGURE 1 — Cerveau de Pigeon

a, b : vu par la face supérieure ;

c : vu par la face inférieure ;

d : vu latéralement.

b.o. : bandelette optique ; — *ch.* : chiasma ; — *cer.* : cervelet ; —
l.o. : lobe optique ; — *tél.* : télencéphale.

vont s'articuler avec les dendrites de neurones situés dans la profondeur. Ces neurones ont une disposition régulière, de telle sorte que leurs somas forment une couche qui s'enroule parallèlement à la surface, et que leurs prolongements ont une disposition radiaire perpendiculaire à la surface. Le toit optique présente ainsi une structure stratifiée, où l'on peut distinguer de 6 à 15 couches selon les auteurs.

Outre les fibres optiques, les plus nombreuses, le toit optique reçoit d'autres afférences venant de la périphérie (acoustiques, somesthésiques), des fibres venant du diencephale et même directement du télencéphale ; d'autre part, il envoie ses efférences vers la bandelette longitudinale postérieure et les noyaux moteurs oculaires, vers le cervelet et vers le bulbe, ainsi que plusieurs faisceaux vers le diencephale et le télencéphale.

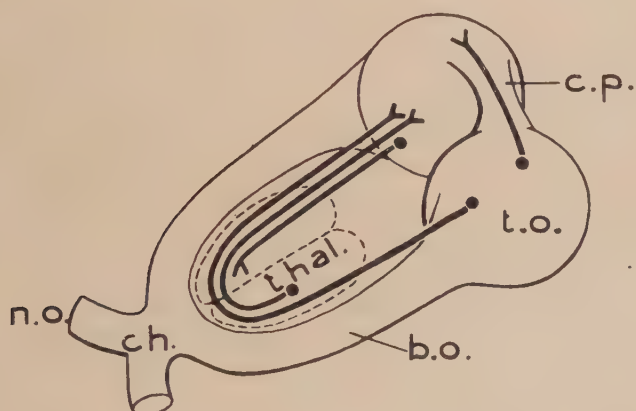


FIGURE 2 — Les deux systèmes commissuraux reliant les toits optiques de l'Oiseau

b.o. : bandelette optique ; — ch. : chiasma ; — c.p. : commissure postérieure ; — n.o. : nerf optique ; — thal. : thalamus ; t.o. : toit optique.

Enfin les deux toits optiques, qui sont totalement séparés, nous l'avons dit, par les formations mésencéphaliques de la ligne médiane, paraissent reliés entre eux par plusieurs systèmes commissuraux : ce sont essentiellement la commissure postérieure, et le système de la décussation supraoptique ventrale. La commissure postérieure passe en pont à la surface dorsale du mésencéphale médian, et relie la face supérieure des deux lobes optiques (fig. 2, c.p.), juste en avant de la partie antérieure du cervelet.

Très différente de cette liaison courte et superficielle, la décusation supraoptique ventrale est une formation arciforme, dont les fibres dirigées en bas et en avant traversent le mésencéphale et le diencéphale et s'incurvent en croisant la ligne médiane juste derrière le chiasma optique (*fig. 2*). Ces fibres représenteraient avant tout des connexions tectothalamiques et thalamotectales, mais certaines d'entre elles, décrivant la totalité de l'arc, constitueraient une commissure d'un toit optique à l'autre.

CHAPITRE II

ÉTUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE

A. — ALLURE ET TOPOGRAPHIE DES RÉPONSES DU TOIT OPTIQUE A LA STIMULATION DE LA VOIE VISUELLE

Dès le début de nos expériences, il nous est apparu que la stimulation lumineuse d'un œil ou la stimulation électrique d'un nerf optique, indifféremment, évoquait des réponses simultanément sur les deux toits optiques du Pigeon (*fig. 3*). Cette bilatéralité des réponses que ne laissaient prévoir ni la plupart des données classiques, ni les résultats récents obtenus sur le système optique des Poissons et des Batraciens (BUSER, 1955), exigeait pour son interprétation un examen détaillé des voies mises en jeu. Après avoir décrit les réponses contralatérales et ipsilatérales dans leur allure et leur topographie, nous nous attacherons donc à situer les problèmes que pose cette bilatéralité.

1) ALLURE ET CARACTERISTIQUES

A priori, on pouvait s'attendre à ce que les deux modes de stimulation (illumination brève de l'œil et stimulation brève du nerf optique) ne soient pas équivalents et n'évoquent pas des réponses d'allures identiques. En effet, les activités suscitées par la lumière apparaissent beaucoup plus complexes et d'analyse plus délicate que les réponses à la stimulation du nerf.

Il y a donc lieu d'envisager séparément ces deux types de réponses :

a) RÉPONSES A LA STIMULATION ÉLECTRIQUE DU NERF OPTIQUE

1° Réponse contralatérale :

La réponse du toit optique contralatéral (*fig. 3*, tracés supérieurs) du Pigeon, à la stimulation électrique du nerf optique, est un système polyphasique à latence brève (de l'ordre de la milliseconde) dans lequel on peut distinguer successivement :

- un complexe rapide négatif-positif généralement peu ample (durée inférieure à 3 ms, amplitude environ 100 μV);
- une grande onde négative bifide plus lente (durée 8 ms, amplitude 500 μV);
- enfin, une onde positive peu ample, durant environ 10 ms.

Ce système polyphasique est souvent suivi d'une onde tardive négative lente (50 ms et davantage), d'amplitude variable pouvant atteindre 300 μV .

Cette réponse est sensible à la fatigue ; aussi, pour l'obtenir avec son maximum d'amplitude convient-il de ne pas répéter les stimuli plus d'une fois toutes les 1 ou 2 secondes.

2° Réponse ipsilatérale :

La réponse recueillie au même moment sur le toit ipsilatéral possède des caractéristiques analogues (*fig. 3*, tracés inférieurs). Elle a exactement la même configuration, une amplitude parfois égale, souvent moindre ; fait remarquable enfin, il n'apparaît aucune différence appréciable de latence entre les réponses évoquées sur les deux toits par le même choc. Même en enregistrements sur oscillographe cathodique permettant un grand étalement des phénomènes, on n'arrive à saisir aucun retard du début de la réponse ipsilatérale sur celui de la réponse contralatérale.

b) RÉPONSES A LA STIMULATION LUMINEUSE DE L'ŒIL

Les réponses à la stimulation lumineuse de l'œil présentent par rapport à celles suscitées par mise en jeu du nerf optique, un certain nombre de différences que nous soulignerons brièvement.

D'une part, les latences des deux types de réponses sont très différentes ; ce fait n'a rien de surprenant puisque, stimulant le nerf, nous excluons les retards synaptiques à l'intérieur de la rétine. Par ailleurs, la complexité des réponses à la stimulation lumineuse est frappante ; le nombre des composantes qui les constituent, la relative variabilité qu'elles manifestent, soit sur une même préparation, au cours du temps, soit d'un animal à l'autre, rendent souvent délicate leur analyse détaillée. Aussi, bien que, dans ce travail, nous ayons

toujours cherché à utiliser tout autant les deux modes d'activation, il nous est apparu que maintes études de détail étaient largement facilitées par l'utilisation de la stimulation électrique.

A propos de la variabilité des réponses à la stimulation lumineuse, on peut noter un point intéressant : les réponses contralatérales ne présentent pas sur tous les pigeons la même configuration : on peut classer ces différentes allures en quelques types peu nombreux, qui ne se différencient, du reste, que par l'amplitude plus ou moins grande prise par l'un ou l'autre des éléments qui la composent.

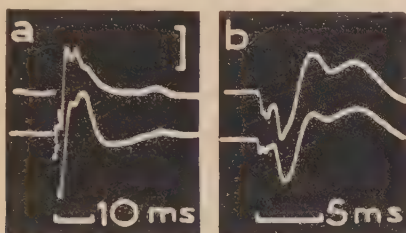


FIGURE 3 — Réponses des deux toits optiques à la stimulation électrique d'un nerf optique

- Tracé supérieur : réponse du toit contralatéral
- Tracé inférieur : réponse du toit ipsilatéral

a : dérivations unipolaires ;
b : dérivations bipolaires ;

Etalon d'amplitude : 400 μ V ; remarquer la différence des échelles de temps.

En ce qui concerne la réponse ipsilatérale, il est à remarquer que la plupart du temps elle n'a pas, sur le même animal, une configuration identique à celle de la réponse contralatérale (*fig. 5*). Néanmoins, malgré ces différences, la réponse ipsilatérale appartient toujours à l'un des groupes distingués ci-dessus, et représente donc bien une réponse typique, identique à celle que l'on peut recueillir sur le toit contralatéral d'un autre pigeon.

Elimination de certaines causes d'erreur

En présence de ces résultats inattendus et peu conformes aux données classiques, nous avons longtemps craint que l'observation de la réponse ipsilatérale ne soit due à quelque erreur expérimentale, entachant soit la stimulation, soit l'enregistrement oscillographique. Aussi nous sommes-nous appliqué à éliminer les unes après les autres les

diverses causes possibles d'erreur, qui nous paraissaient pouvoir intervenir. Nous n'en mentionnerons ici que les principales.

Nous avons pu soupçonner d'abord la stimulation lumineuse d'un œil de n'être pas réellement unilatérale : l'autre rétine pouvait être éclairée par l'intérieur à travers l'œil stimulé ; en effet, lorsqu'on éclaire un œil tant soit peu intensément, la lumière diffuse à travers la mince lamelle osseuse qui sépare les deux globes oculaires ; certes, la choroïde doit en principe s'opposer à un tel éclairement de la rétine, mais elle n'est épaisse qu'au niveau des régions antérieures de l'œil. En réalité, cette lumière diffusée semble inefficace, et ne joue aucun rôle dans l'apparition des réponses ipsilatérales sur le toit optique. En effet, nous avons pu constater à maintes reprises qu'après avoir pratiqué l'énucléation d'un œil, une réponse bilatérale à la stimulation de l'autre œil pouvait être obtenue exactement comme sur l'animal normal.

Une deuxième cause d'erreur pouvait provenir du fait que nous recueillions sur le toit ipsilatéral à l'œil stimulé le rétinogramme de cet œil. Mais l'allure des deux phénomènes est bien différente, et nous avons du reste exclu cette possibilité en plaçant une électrode dérivatrice sur les différentes structures situées entre l'œil et le toit optique : face postérieure de l'orbite, télencéphale latéral ; cette électrode ne recueille aucune activité.

Il était plus difficile d'éliminer, dans le cas de la stimulation électrique d'un des nerfs optiques, toute diffusion du stimulus aux fibres issues de l'œil opposé. En effet, ces dernières, après croisement au niveau du chiasma, passent, dans la bandelette optique, à proximité des électrodes stimulatrices. En fait, deux raisons nous engagent à penser que notre stimulation électrique est spécifique et ne diffuse point. D'une part, le seuil de la réponse ipsilatérale ne diffère que de très peu de celui de la réponse contralatérale ; or, s'il s'agissait d'une diffusion de courant, on devrait au contraire s'attendre à une différence sensible d'intensité liminaire de stimulation. D'autre part, sur un certain nombre de pigeons, nous avons pratiqué l'énucléation chronique d'un œil à titre de contrôle. Les animaux opérés étaient soumis, après 15 jours à 1 mois en moyenne, à l'expérimentation aiguë. On peut considérer que, au bout de ce temps, toutes les fibres optiques qui étaient issues de l'œil éliminé ont subi une dégénérescence et ont cessé d'être fonctionnelles. Dans ces conditions, le nerf optique du côté non opéré étant stimulé, on obtient encore les réponses sur les deux toits optiques. Puisqu'il ne peut être question ici d'une stimulation parasite de fibres issues de la rétine contralatérale, il faut voir dans cette expérience une confirmation de la bilatéralité des projections mésencéphaliques.

Enfin, la spécificité même de notre méthode d'exploration de l'activité électrique pouvait être mise en doute, car la méthode monopolaire, que nous utilisons parce qu'elle a l'avantage de conserver la forme des phénomènes, manque de différentialité ; aussi, risquons-nous de considérer comme réponse ipsilatérale le résultat d'un enregistrement à distance de l'activité du toit opposé. En fait, quelques constatations simples, ainsi qu'une vérification expérimentale supplémentaire, ont permis d'éliminer cette dernière critique. D'une part, si l'activité d'un toit devait être recueillie sur l'autre, elle le serait en tous ses points, ce qui n'est pas le cas, on l'a vu ; elle devrait l'être aussi — à peine shuntée — sur le rebord orbitaire, le télencéphale postéro-latéral, ou toute autre structure immédiatement voisine. Par ailleurs, deux enregistrement bipolaires, c'est-à-dire différentiels, effectués à l'aide de deux couples indépendants d'électrodes rapprochées, explorant l'un le toit contralatéral, l'autre le toit ipsilatéral, ont effectivement permis de recueillir deux réponses distinctes, l'une à partir de chaque lobe optique (*fig. 3, b*).

2) TOPOGRAPHIE

Notre technique d'ouverture du crâne nous permet d'atteindre une grande partie de la surface latérale du lobe optique, et, de plus, la totalité de la surface supérieure, après avoir soulevé ou détruit la région occipitale du télencéphale qui la recouvre. Nous ont échappé : toute la surface basale, et les régions du toit situées le plus en avant et le plus en arrière. Sur toutes les régions accessibles du toit, on obtient facilement la réponse contralatérale. En utilisant des électrodes superficielles fines (voir *Techniques*, p. 18), on peut explorer de nombreux points, qui tous donnent des réponses de type analogue. La réponse ipsilatérale est beaucoup plus difficile à recueillir ; avec la technique d'électrodes à bout fin, on constate qu'il existe de nombreux points muets, et que les endroits actifs, de surface très limitée (moins de 1 mm à côté on ne recueille plus rien), sont disséminés sur toute la surface accessible. Il n'existe pas un territoire particulier de réponses ipsilatérales, de même qu'il n'existe pas d'aires muettes de surface importante. Nous soulignerons ultérieurement la signification de ce dernier point.

En somme, nous démontrons ici que la stimulation unilatérale de la voie visuelle est capable de provoquer une réponse à la fois sur les deux toits optiques ; autrement dit, chacun de ces deux centres visuels pourra être activé soit par une stimulation contralatérale, et la réponse peut alors être recueillie pratiquement en tous ses points, soit par une

stimulation ipsilatérale, provoquant une réponse absolument analogue, mais ne pouvant toutefois être dérivée qu'en un nombre limité de points du lobe. Il est net d'autre part que les points capables de répondre aussi bien à la stimulation ipsilatérale qu'à la stimulation contralatérale sont répartis sur toute la surface accessible. Cette duplication de la réponse du toit optique à la stimulation unilatérale de la voie visuelle pose des problèmes ; il convient en effet de se demander quelles sont les fibres qui conduisent les influx vers le deuxième toit optique, quel est leur trajet, si elles appartiennent à un système déjà connu, ou bien si elles ont échappé à l'étude des anatomistes.

B. — INTERPRÉTATION DE LA BILATÉRALITÉ DES RÉPONSES DES TOITS OPTIQUES

Deux hypothèses se présentent pour expliquer l'existence de réponses mésencéphaliques à la stimulation optique ipsilatérale (fig. 4). Ou bien (première hypothèse, 1 sur la figure) ces réponses

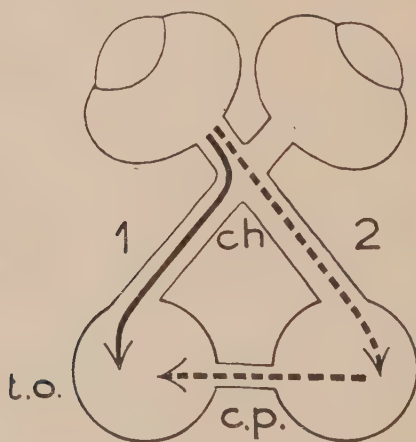


FIGURE 4 — Les deux voies possibles pour les influx responsables de la réponse du toit ipsilatéral

ch. : chiasma ; — c.p. : commissure postérieure ; —
t.o. : toit optique.

sont dues à la présence de fibres optiques non croisées au niveau du chiasma, qui gagnent directement le toit optique du même côté, de telle manière que les deux toits sont attaqués à peu près symétrique-

ment par les influx optiques issus d'un œil ; ou bien (deuxième hypothèse, 2 sur la figure) les influx optiques sollicitant le toit ipsilatéral proviennent d'une réverbération dans le toit contralatéral et d'un passage par un système commissural reliant les deux centres symétriques.

Nous verrons que c'est la première hypothèse qui doit être retenue ; mais, avant d'exposer les faits expérimentaux qui l'étayaient, nous rappellerons brièvement les données classiques anatomiques et physiologiques qui concernent ce problème.

1) LA NOTION CLASSIQUE DU CHIASMA OPTIQUE TOTAL DES OISEAUX

L'existence du chiasma optique total des Oiseaux n'a été jusqu'à maintenant que fort peu mise en doute. Les anatomistes, dont CAJAL, admettent cette notion ; en fait, il ne nous semble pas que l'étude histologique ait été très poussée sur ce point : les Oiseaux sont rangés dans l'échelle des Vertébrés entre des classes d'animaux qui présentent un chiasma optique total, et il était vraisemblable, de prime abord, qu'il en fût de même pour eux ; les Mammifères à vision panoramique ont, dans l'ensemble, un entrecroisement total, bien que quelques rares auteurs aient pu montrer, par les techniques de dégénérescence, dans les voies optiques du Lapin (SINGER et MÜNZER, 1888 ; MYERS, 1902), du Cobaye et du Rat (CAJAL, 1894), du Cheval (DEXLER, 1897), et de quelques autres, une très faible proportion de fibres non croisées.

Les physiologistes, de leur côté, dans l'interprétation de leurs travaux touchant la vision mésentéphalique des Oiseaux, se sont généralement basés sur l'existence d'un chiasma optique total. Notons que la plupart de ces études a été réalisée au siècle dernier ; en l'absence des méthodes électrophysiologiques, les auteurs étudiaient le comportement de pigeons gardés en vie après ablation d'un toit optique. Les plus nombreux signalent la « cécité » de l'œil contralatéral (FLOURENS, 1824 ; LONGET, 1842 ; RENZI, 1863-1864 ; BECHTEREW, 1884, 1909 ; MÜNZER et WIENER, 1898 ; GROEBBELS, 1930). D'autres assuraient que la perte de la vision de cet œil n'est que relative (STEFANI, 1881 ; SCHRADER, 1892), et ils pensent que ce fait est dû à la présence d'un autre centre visuel, probablement télencéphalique ; en effet, ils observent qu'après ablation des deux toits optiques l'oiseau ne semble pas totalement aveugle. Plus récemment, PATAY (1953) a observé que l'illumination d'un œil provoque des modifications du tracé électrocorticographique sur les deux toits optiques. Il attribue ce fait au passage des influx d'un toit à l'autre par la commissure postérieure.

De façon générale, les preuves fournies par les uns et les autres ne nous ont pas paru suffisantes pour que l'on puisse admettre, sans exception possible, la totalité de l'entrecroisement optique chez les Oiseaux. Il n'était donc pas exclu que nos résultats physiologiques trouvent leur interprétation dans l'existence de fibres directes, tout au moins dans le cas du Pigeon. C'est cette recherche anatomique que nous exposerons ultérieurement.

Auparavant toutefois, il convenait de démontrer que l'autre voie possible d'accès vers le toit ipsilatéral, c'est-à-dire les systèmes commissuraux auxquels on était naturellement conduit à attribuer la bilatéralité, n'entraient en réalité pas en jeu.

2) EXPERIENCES EXCLUANT LE ROLE DES SYSTEMES COMMISSURAUX RELIANT LES DEUX TOITS OPTIQUES

Il convenait d'abord de rechercher si l'arrangement anatomique des systèmes commissuraux n'excluait pas d'emblée leur rôle dans l'apparition de la réponse du toit ipsilatéral.

En effet, nous avons vu que cette réponse ne présente pas de retard appréciable par rapport à la réponse du toit contralatéral ; cette absence de retard implique donc que la voie ipsilatérale n'est pas notablement plus longue ou plus complexe dans son dispositif synaptique que la voie contralatérale ; c'est-à-dire que les systèmes commissuraux, à supposer qu'ils interviennent, ne comportent ni un grand nombre de synapses, ni un trajet intracentral relativement long. Pour ce qui est du premier point, les deux systèmes commissuraux reliant les toits optiques, c'est-à-dire la portion dorsale de la commissure postérieure, et une partie des fibres de la décussation supraoptique ventrale (*fig. 2*), sont considérés par les anatomistes comme deux voies tectotectales directes, sans relais interposé. Ainsi, les influx empruntant les voies commissurales n'auraient qu'une synapse à franchir : la synapse initiale de réverbération au niveau du toit contralatéral. Le retard apporté à la réponse ipsilatérale, correspondant à un seul délai synaptique (moins de 1 ms), ne serait pas appréciable sur les tracés que nous obtenons.

En ce qui concerne le deuxième point, c'est-à-dire la longueur du trajet intracentral, on peut considérer que ni l'un, ni l'autre des deux systèmes commissuraux ne représente un chemin nerveux suffisamment long pour être éliminé a priori. Il convient d'abord de distinguer les deux voies, qui ont des trajets très différents. La longueur des fibres de la commissure postérieure n'excède pas 5 mm, un si court trajet ne pourrait amener de retard visible de la réponse ipsilatérale. Par contre, la décussation supraoptique représente un trajet 4 fois plus long, et l'on pourrait s'attendre, cette fois, à un retard. Cependant,

la milliseconde étant l'intervalle le plus faible que nous puissions apprécier sur nos tracés, et d'autre part les latences des réponses étant par elles-mêmes difficiles à apprécier à grand étalement, il faudrait nécessairement que la vitesse de conduction le long de ce trajet nerveux de 20 mm, soit inférieure à 20 m/s. Un tel ordre de grandeur est probable, mais nous n'avons pas eu la possibilité d'acquérir de précisions à ce sujet.

Nous ne pouvions donc éliminer à priori l'intervention ni de l'un ni de l'autre des systèmes commissuraux : il convenait alors d'aborder expérimentalement le problème. Dans une première série d'expériences, nous avons cherché à suspendre l'activité d'un des systèmes commissuraux, en sectionnant la commissure postérieure. Dans une seconde série, nous avons voulu supprimer l'activité des deux systèmes, en nous attaquant à leur origine, c'est-à-dire en détruisant le toit optique contralatéral.

Dans l'un et l'autre cas, l'examen des phénomènes évoqués ipsilatéraux, en décelant soit leur maintien, soit leur disparition, devait permettre de répondre à la question posée.

a) SECTIONS DE LA COMMISSURE POSTÉRIEURE

Sur 9 pigeons nous avons cherché à couper, sous le contrôle de la vue, la commissure postérieure en totalité, et elle seule (voir *Techniques*, p. 18). Après chacune de ces expériences, nous avons vérifié histologiquement que la section avait été complète.

Nous avons étudié ce que devenaient, après la section, les réponses ipsilatérale et contralatérale à une stimulation visuelle unilatérale, réponses qui avaient été repérées avant l'intervention.

Dans les 9 cas, nous avons pu nettement retrouver les deux réponses, avec toutes leurs caractéristiques antérieures (*fig. 5*); dans leurs modalités de détail, ces expériences ont néanmoins présenté entre elles quelques différences qu'il convient de signaler.

Sur 5 animaux, la section de la voie commissurale ne retentit à aucun moment sur l'allure des deux réponses. Celles-ci ont conservé leurs amplitudes initiales même immédiatement après l'intervention.

Dans 4 cas, par contre, on a pu constater une baisse transitoire de l'activité des deux lobes. Pendant un certain temps après la section, les deux réponses, bien que présentes l'une et l'autre, sont apparues réduites en amplitude dans des proportions d'ailleurs équivalentes. Après dissipation de cette dépression due, à n'en point douter, au choc traumatique, les deux potentiels évoqués ont retrouvé leurs allures initiales.

Dans 2 expériences appartenant l'une au premier groupe (section sans dépression), l'autre au second, nous avons été frappé par un résultat inattendu et dont une interprétation possible sera fournie ultérieurement : on a pu constater, après section et, le cas échéant, dissipation du choc, un accroissement de l'amplitude de la réponse ipsilatérale par rapport à sa valeur initiale (*fig. 5*).

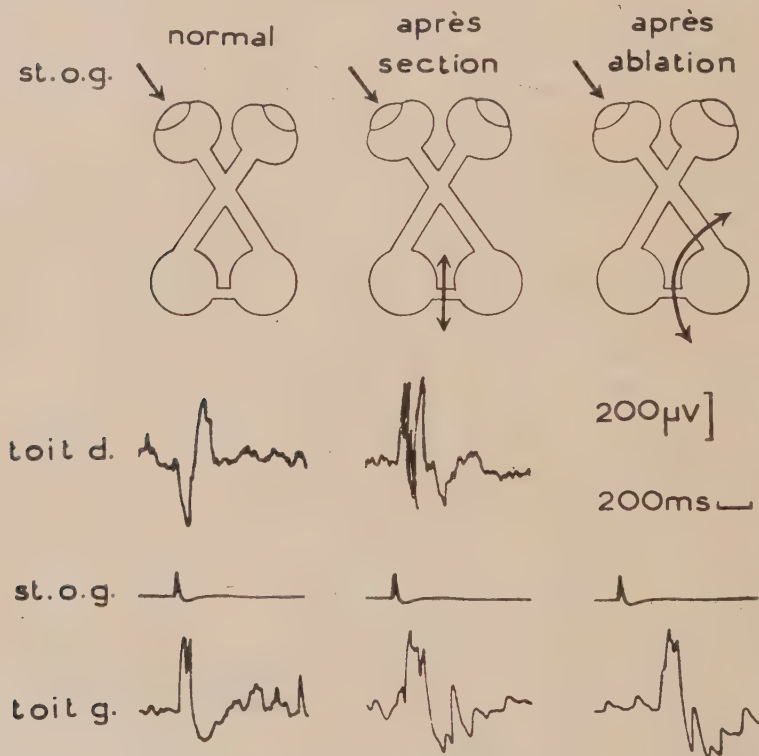


FIGURE 5 — Persistance de la réponse tectale ipsilatérale à la stimulation lumineuse d'un œil après section de la commissure postérieure et ablation de l'autre toit optique

Dans l'ensemble donc, les résultats précédents nous permettent d'exclure, sans hésitation, le rôle de la commissure postérieure dans l'apparition de la réponse du toit ipsilatéral.

Toutefois, la preuve complète de l'indépendance de la réponse ipsilatérale vis-à-vis des systèmes commissuraux n'en était pas faite pour autant ; en effet, les sections ont laissé intacte la décussation supra-optique ventrale.

Certes, la commissure postérieure est sans conteste le plus important des deux systèmes, du point de vue anatomique du moins, les fibres commissurales supraoptiques ne représentant qu'un faible contingent accompagnant les tractus tectothalamiques. Sur le plan physiologique, il convenait néanmoins d'en tenir compte et de chercher à les éliminer. Devant les difficultés techniques que posait une section de la décussation supraoptique, nous avons recouru à un autre procédé, en pratiquant l'ablation du toit optique contralatéral, ce qui revenait à supprimer l'origine des fibres des deux systèmes et donc à suspendre leur activité.

b) ABLATIONS D'UN TOIT OPTIQUE

Sur 4 pigeons, nous avons cherché à supprimer une éventuelle activité de réverbération du toit contralatéral vers le toit ipsilatéral en détruisant la structure contralatérale aussi totalement que possible.

Etant donné les difficultés d'accès de la face ventrale du lobe optique, nous avons renoncé à décortiquer ce lobe, et nous avons pratiqué son ablation entière, aussi à ras que possible du reste du mésencéphale (voir *Techniques*, p. 18). Cette ablation, à condition d'être suivie d'une hémostase soigneuse, est très bien supportée par l'animal.

Après ablation d'un toit, nous avons ainsi pu faire les constatations suivantes concernant la réponse du toit opposé à une stimulation visuelle ipsilatérale, cette réponse ayant été repérée avant l'intervention. Dans deux cas, la réponse ipsilatérale n'a subi aucune modification. Sur un troisième animal, elle s'est montrée quelque peu affaiblie, par suite, semble-t-il, d'un choc traumatique ; dans une quatrième expérience enfin, elle a au contraire accusé une nette augmentation d'amplitude (*fig. 5*). Les vérifications pratiquées post-mortem ont montré que les ablations étaient complètes ; aussi ne nous paraît-il pas possible d'admettre qu'il ait pu subsister une région du toit ayant gardé des connexions suffisantes pour assurer le passage des influx vers l'autre toit.

En somme, les résultats des expériences d'ablation complètent ceux des expériences de section : la démonstration est ainsi faite que ni les fibres de la commissure postérieure, ni les fibres d'un autre système commissural ne peuvent être tenues pour seules responsables de la duplication de la réponse mésencéphalique à la stimulation visuelle unilatérale.

En revenant, pour expliquer cette duplication, à la première hypothèse, c'est-à-dire à l'éventualité de fibres optiques non croisées, nous avons cherché tout d'abord à mettre ces fibres directement en évidence par l'investigation histologique.

3) MISE EN EVIDENCE HISTOLOGIQUE DE FIBRES OPTIQUES NON CROISEES

En étudiant de façon particulièrement attentive le chiasma optique du Pigeon par les méthodes histologiques, notre but était d'apporter une confirmation directe de nos résultats physiologiques ; on pouvait en effet se demander s'il ne serait pas possible de mettre en évidence dans les voies optiques un contingent de fibres issu d'une rétine, qui, au niveau du chiasma, ne croiseraient pas la ligne médiane, mais gagneraient la bandelette optique, puis, vraisemblablement, le toit optique du même côté.

A cet effet, nous avons utilisé une méthode de dégénérescence, en détruisant la rétine d'un seul œil. De cette façon, seules les fibres optiques prenant naissance dans cet œil allaient subir une dégénérescence, ce qui devait permettre de les distinguer, au niveau du chiasma et des bandelettes optiques, des fibres venant de l'autre œil et restées normales.

Cette étude a porté sur 8 pigeons opérés et 3 témoins normaux, tous adultes.

a) TECHNIQUES

1° *Technique opératoire :*

Pour limiter les lésions destructrices au strict nécessaire et éviter de ce fait des dégénérescences parasites en dehors du système visuel, nous avons préféré l'ablation de la rétine à l'énucléation de tout le globe oculaire.

Sous anesthésie locale à la novocaïne des émergences du trijumeau, ou sous narcose au pentobarbital de Na (Nembutal) par voie intrapéritonéale, nous découpons la cornée ; l'œil se vide de son contenu, et l'on peut enlever à la pince la totalité de la rétine, qui se décolle facilement. On conserve ensuite la forme du globe oculaire en le remplissant d'éponge de gélatine (Spongel) et de coton. L'œil garde ainsi ses rapports normaux avec les muscles moteurs et les paupières. Les animaux supportent aisément l'intervention qui est très peu sanglante.

Six animaux ont été sacrifiés 14 jours après l'intervention, deux pigeons ont été conservés 45 jours. Du point de vue qui nous concerne, les résultats obtenus ont été équivalents dans les deux cas (voir p. 44).

2° *Technique histologique :*

Les cerveaux ont été fixés *in situ* au formol (solution à 10 %), afin de prévenir d'une part la rétraction des nerfs, d'autre part, pour

éviter toute dégénérescence parasite qui serait susceptible de se produire à la suite d'un tiraillement des nerfs crâniens. Après deux jours de cette première fixation, le cerveau est dégagé et placé dans une nouvelle solution de formol.

Pour la coloration, nous avons utilisé une des méthodes de Marchi à l'acide osmique, empruntée à ROMEIS (1948). Rappelons très succinctement le principe de cette méthode :

Après avoir été séparé de sa cellule d'origine, l'axone avec sa gaine de myéline dégénère rapidement, et donne naissance à des gouttelettes lipidiques qui se colorent électivement et facilement par les colorants ou les réactifs des graisses, dont, en particulier, l'acide osmique, qui fait apparaître, sur le trajet des fibres dégénérées, de petits grains noirs très reconnaissables sur les coupes.

Après un séjour de deux semaines dans deux bains successifs à l'acide osmique, les pièces, toujours de petites dimensions, sont incluses à la celloïdine et coupées à 30 ou 40 μ .

Un plan de section, voisin d'un plan frontal, a été choisi selon la direction des nerfs optiques ; il se trouve donc être dirigé, de haut en bas, d'arrière en avant.

Ce plan de section a l'avantage de présenter sans solution de continuité, sur les mêmes coupes (*fig. 6*), les deux nerfs optiques sur toute leur longueur, le chiasma, et, enfin, la partie antérieure des bandelettes. Autrement dit, il permet d'avoir un aperçu général du trajet des fibres vers chacun des toits optiques, avant et après le chiasma. Trois cerveaux de pigeons normaux ont été traités dans les mêmes conditions à titre de contrôle.

b) RÉSULTATS

Les résultats que nous rapportons ici ne concernent que la voie optique primaire, c'est-à-dire les nerfs eux-mêmes, le chiasma, les bandelettes et les toits optiques.

L'ablation de la rétine ayant toujours été pratiquée du côté gauche, les qualificatifs « gauche » et « droit » désigneront, dans notre description, respectivement la voie ipsi et contralatérale.

1° *Etude des toits optiques (fig. 6, 1) :*

Sur toutes les coupes intéressant le mésencéphale, nous avons décelé des traces de dégénérescence dans la partie superficielle de l'un et l'autre toits. Du côté droit, opposé à la rétine détruite, la dégénérescence est massive ; du côté gauche, elle apparaît beaucoup plus discrète, sous forme d'un semis de points ; on note d'autre part que la répartition des points noirs est présente sur toute la surface visible de chacun des lobes.

2° *Etude de la région chiasmatique (fig. 6, 2) :*

Considérant d'abord les deux nerfs optiques, on constate, ainsi que l'on pouvait s'y attendre, une abondante dégénérescence dans le nerf gauche, du côté atteint, alors que le nerf droit, issu de l'œil normal, n'en présente aucune trace, à quelque niveau que se situe la coupe. L'examen du chiasma lui-même est peu démonstratif : il présente en effet un entrelacs très complexe de faisceaux de fibres, les uns dégénérés, les autres normaux selon qu'ils proviennent d'un nerf ou de l'autre. Mais généralement il n'est pas possible de suivre ces faisceaux, qui ne sont pas nécessairement tout entiers situés dans le plan de la coupe.

Par contre, l'examen des bandelettes optiques offre un intérêt particulier. La bandelette droite, contralatérale à la lésion, présente une dégénérescence massive : on retrouve, en effet, dans ce tractus, les fibres du nerf dégénéré qui ont traversé le chiasma et se dirigent vers le toit contralatéral. Mais des points de dégénérescence sont également visibles dans la bandelette gauche ; ces derniers sont en petit nombre, disséminés dans toute la largeur de la structure, et également sur toutes les coupes intéressant ce tractus.

c) INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

En résumé, notre technique nous permet de mettre en évidence des fibres dégénérées dans la bandelette et le toit optique ipsilatéraux à la lésion rétinienne. Sous réserve de certaines critiques, que nous envisagerons ci-dessous pour les éliminer, ces résultats suggèrent effectivement l'existence de fibres rétinoectales non croisées.

Il aurait pu se faire que notre interprétation soit erronée, pour des raisons purement techniques : il n'était pas exclu que les « traces de dégénérescence » ipsilatérales ne soient que des artéfacts de précipitation de l'acide osmique. En fait, l'examen des cerveaux de pigeons normaux, mais ayant subi une préparation histologique identique, n'a jamais révélé de figure analogue dans aucune structure, ni superficielle, ni profonde, de l'encéphale. Il convenait, d'autre part, d'éliminer deux causes possibles d'erreur dans l'interprétation même des figures de dégénérescence. On pouvait se demander en effet, si les fibres dégénérées de la bandelette ipsilatérale n'étaient pas en réalité ou bien des fibres croisées venant de l'œil supposé intact, ou bien des fibres directes, mais rétinopectes.

La première objection est soulevée du fait que les traces de dégénérescence de la bandelette gauche se trouvent disséminées dans un tractus qui est essentiellement formé par les fibres croisées venant du nerf droit. On pouvait donc se demander si un certain nombre de



FIGURE 6 — Coupes à travers les voies optiques primaires d'un pigeon dont on avait détruit la rétine gauche 14 jours auparavant (MARCHI)

- 1 : coupe intéressant les toits optiques d et g ($\times 90$) ;
 2 : coupe intéressant la région chiasmatique ($\times 40$).

ces dernières n'aurait pas dégénéré pour une raison indéterminée, soit du fait de l'intervention subie par l'œil gauche, soit antérieurement à toute manipulation. Cette hypothèse est immédiatement infirmée par le fait qu'on ne trouve aucune trace de dégénérescence dans toute l'épaisseur du nerf droit, c'est-à-dire dans la portion distale des fibres en cause.

La seconde objection concerne les fibres directes rétino-pètes, axones de neurones situés dans le toit optique ipsilatéral, dont l'existence a été suggérée par certains anatomistes. La question se posait de savoir si de telles fibres n'avaient pas subi une dégénérescence à la suite de la lésion rétinienne. Or nos conditions de travail excluent, semble-t-il, d'emblée, cette hypothèse. En effet, il s'agirait là non plus d'une dégénérescence wallérienne, mais d'une dégénérescence rétrograde des somas ayant entraîné une destruction secondaire des axones, et l'on sait que ces modifications demandent, pour se produire, sensiblement plus de 14 jours. Or nous avons trouvé les traces de dégénérescence dans la bandelette ipsilatérale chez tous les animaux sacrifiés 14 jours après la lésion initiale, et de plus, la densité des points osmiophiles n'était pas plus importante chez les animaux gardés en vie pendant 45 jours.

Il semble donc bien que nous puissions conclure à l'existence de fibres rétino-tectales gagnant directement le toit optique ipsilatéral. Ces fibres sont peu nombreuses et ne représentent qu'une faible proportion de l'ensemble du contingent des fibres optiques. Elles sont disséminées pratiquement dans toute l'épaisseur de la bandelette, au milieu des fibres croisées appartenant au nerf issu de l'autre rétine, et ne constituent donc pas un faisceau distinct. De même, ces fibres dispersées se répartissent sur toute la surface du toit optique, et ne semblent pas, dès lors, aboutir à un territoire particulier.

C. — INTERACTIONS DYNAMIQUES AU NIVEAU DES TOITS OPTIQUES

Nous avons étudié jusqu'ici les réponses évoquées sur un toit optique lorsqu'on applique isolément une stimulation à l'un ou l'autre des deux yeux ou des deux nerfs optiques. Il pouvait être non moins intéressant de considérer, au niveau des toits optiques, certains phénomènes d'interaction entre des influx d'origines diverses. C'est à l'étude de tels phénomènes dynamiques, qui se rapprochent des processus mis en jeu dans les conditions physiologiques normales, que nous consacrerons ce chapitre.

Nous envisagerons, tout d'abord, une première série d'expériences dans lesquelles on a fait concourir, sur un même toit, les effets de la stimulation des deux voies optiques symétriques (œil ou nerf).

En second lieu, le problème du rôle fonctionnel des systèmes commissuraux sera repris. Car, l'indépendance de la projection ipsilatérale vis-à-vis des commissures étant démontrée, il n'en restait pas moins à explorer le degré d'interdépendance fonctionnelle entre les deux centres optiques dont ces commissures pouvaient éventuellement constituer le substrat.

1) INTERACTIONS D'ORIGINE PERIPHERIQUE : EXPERIENCES DE DOUBLE STIMULATION DE LA VOIE VISUELLE

Les expériences de double stimulation confirment les résultats de notre étude histologique, et, d'autre part, permettent d'avoir une idée sur la manière dont les influx venant des deux yeux interfèrent au niveau d'un même toit optique.

L'étude histologique en effet, a révélé que, de chaque côté, les fibres directes, en bien plus petit nombre que les fibres croisées, se répartissent également sur toute la surface du toit. D'autre part, l'étude électrophysiologique montre que, pour chaque toit, une réponse à la stimulation visuelle contralatérale peut être recueillie pratiquement en n'importe quel point de la surface accessible ; par contre, à la stimulation ipsilatérale, l'électrode ne recueille une réponse qu'en un petit nombre de points, répartis de façon régulière.

Autrement dit, chaque territoire neuronique que l'électrode de surface peut explorer reçoit des terminaisons de fibres optiques croisées, et un certain nombre seulement de ces territoires reçoit également des terminaisons de fibres optiques directes.

Or la réponse que nous recueillons en un point de la surface du toit est en fait la résultante des activités d'un grand nombre de neurones, ceux situés au voisinage immédiat de l'électrode dérivatrice. Quelle que soit la finesse de cette dernière, la méthode d'exploration reste grossière et nous ne pouvons décider, sur la base de cette seule observation, s'il existe effectivement, dans les territoires mixtes, une convergence des projections ipsilatérales et contralatérales vers les mêmes éléments cellulaires. Car, ou bien, dans un même territoire mixte, la majeure partie des somas en rapport avec la vision reçoit uniquement des terminaisons de fibres croisées, et quelques autres uniquement des terminaisons de fibres directes ; ou bien tous les neurones reçoivent des terminaisons de fibres croisées, et quelques-uns d'entre eux sont doublement pourvus, recevant en surplus, des terminaisons de fibres directes. Il va sans dire qu'un intérêt fonctionnel

évident s'attache à la solution de ce problème. Une exploration profonde du toit optique au moyen de microélectrodes assez fines pour aborder l'unité neuronique permettrait de le résoudre. Elle n'a pas été tentée en raison de l'exiguïté des péricaryones des neurones du toit optique (leur diamètre n'excède pas $30\ \mu$). Nous avons alors eu recours à une méthode indirecte, plus classique, celle de la double stimulation, afin de tenter de résoudre cette question de la convergence.

a) PRINCIPE

Dans ces expériences, le montage est conçu de façon à pouvoir exciter les deux yeux (ou les deux nerfs optiques) par des stimulations indépendantes (voir *Techniques*, p. 21).

On choisit une fois pour toutes sur chaque toit un point de dérivation qui réponde à la stimulation aussi bien d'un œil que de l'autre, c'est-à-dire tel que chaque toit puisse fonctionner soit comme toit contralatéral, soit comme toit ipsilatéral.

Appliquant alors deux stimuli successivement contralatéral et ipsilatéral, ou ipsilatéral puis contralatéral, dont on peut faire varier facilement l'intervalle, on observe sur chaque toit optique les interactions entre ces réponses.

b) RÉSULTATS

Ceux-ci sont complexes : quel que soit l'ordre des stimulations, la réponse sur chaque toit, telle que nous pouvons l'obtenir par stimulation simple d'une voie, est toujours modifiée dans le sens d'une diminution d'amplitude lorsque nous la faisons précéder par la stimulation de la voie symétrique. Voici un exposé rapide, mais plus détaillé, de ces résultats :

1° *Stimulation lumineuse brève des deux yeux :*

Nous enregistrons simultanément les réponses des toits droit et gauche (*fig. 7*). La stimulation de l'œil gauche seul évoque une réponse contralatérale sur le toit droit, une réponse ipsilatérale sur le toit gauche.

Si maintenant nous faisons précéder (ici de 75 ms) cette même stimulation par une stimulation de l'œil droit, nous obtenons respectivement sur les toits droit et gauche : une réponse ipsilatérale qui précède la réponse contralatérale, une réponse contralatérale qui précède la réponse ipsilatérale.

Nous constatons que dans l'un et l'autre cas, il y a une diminution d'amplitude de la réponse test, mais que la réponse ipsilatérale (toit

gauche) est beaucoup plus profondément modifiée par une stimulation contralatérale la précédant, que la réponse contralatérale (toit droit) par une stimulation ipsilatérale la précédant.

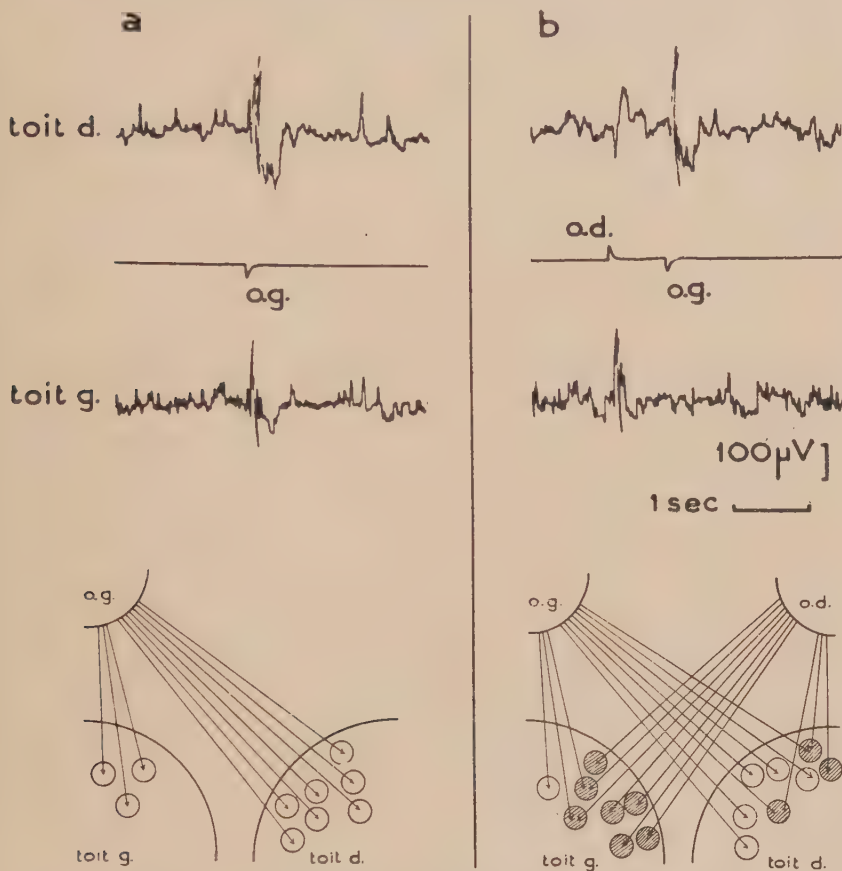


FIGURE 7 — Modification des réponses des toits optiques lors d'une double stimulation lumineuse

a : éclair sur l'œil gauche ;

b : l'éclair sur l'œil gauche est précédé par un éclair identique, délivré 75 msec avant, sur l'œil droit.

2° Stimulation électrique des deux nerfs optiques :

Elle nous mène aux mêmes constatations que celles de double stimulation lumineuse brève, c'est-à-dire occlusion mutuelle des réponses d'origine différente, avec néanmoins occlusion plus complète de la réponse ipsilatérale par la réponse contralatérale, que l'inverse.

3° Eclairement prolongé d'un œil et stimulation brève de l'autre :

Dans une autre série d'expériences, nous avons utilisé, en combinaison, l'éclairement prolongé d'un œil et la stimulation brève de l'autre. Après avoir repéré, pour les deux centres tectaux, la réponse à un éclair appliqué à un œil, on applique à l'autre œil un faisceau de lumière blanche continue (fig. 8). Des modifications significatives

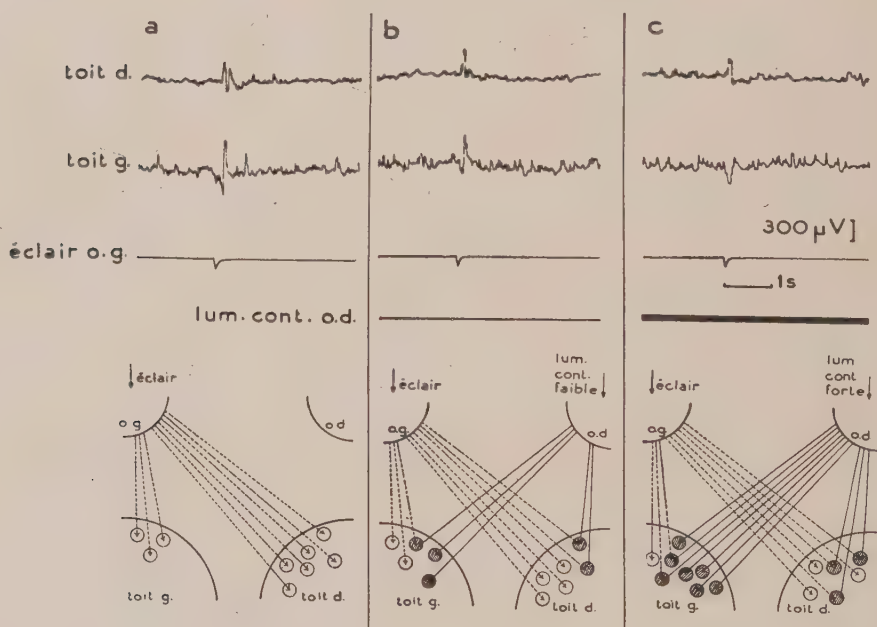


FIGURE 8 — Modifications des réponses des toits optiques lors d'une double stimulation lumineuse

- a : éclair isolé sur l'œil gauche ;
- b : éclair sur l'œil gauche combiné à un éclairement continu de l'œil droit, d'intensité faible ;
- c : comme en b, mais éclairement continu d'intensité plus forte.

de l'amplitude de la réponse au choc bref se dessinent également dans ces conditions ; sur l'un et l'autre toits, celle-ci subit une réduction d'amplitude, qui, toutefois, reste plus marquée sur le côté ipsilatéral à l'œil stimulé de façon intermittente.

c) INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Rappelons succinctement le principe qui régit l'interprétation des expériences de double stimulation :

Soient une voie *a* (fig. 9) aboutissant sur des neurones d'un territoire *T*, et une voie *b* aboutissant sur des neurones du même territoire *T* de telle sorte qu'un certain nombre de neurones soient communs aux deux systèmes. Tandis que la stimulation isolée de *a* donne sur *T* une réponse *Ra*, la stimulation isolée de *b* donne une réponse *Rb*. La stimulation simultanée de *a* et de *b* donne une réponse *R* telle que :

$$R < Ra + Rb$$

C'est le phénomène d'occlusion de Sherrington, explicable par le fait que chaque neurone commun aux deux systèmes ne peut fournir, à la double stimulation, une réponse plus ample qu'à une stimulation isolée d'un des deux systèmes, en vertu de la loi du tout ou rien. Si maintenant on stimule les voies *a* et *b*, non plus simultanément, mais successivement, à délai suffisamment bref, les neurones communs qui

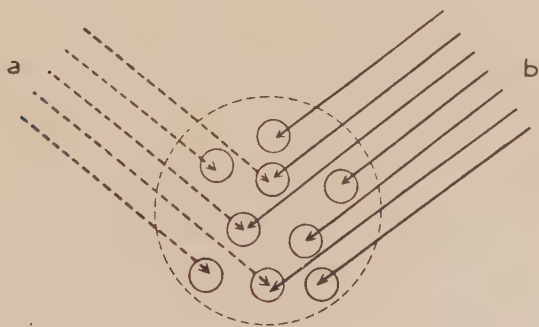


FIGURE 9 — Schéma de l'occlusion de Sherrington. Voir texte.

ont répondu à la stimulation de *a* se trouvent, soit en période réfractaire — pour un délai très court — soit en période de subnormalité réactionnelle, et par conséquent, soit ne donnent pas de réponse du tout à la stimulation de *b*, soit, dans le deuxième cas, donnent une réponse de plus faible amplitude.

Inversement, si un territoire neuronique répond à la stimulation isolée de deux systèmes différents, et si l'on constate l'une ou les deux éventualités suivantes :

- la stimulation simultanée des deux systèmes donne une réponse inférieure à la somme des deux réponses isolées ;
 - la double stimulation successive à délais brefs provoque l'abolition ou la diminution d'amplitude de la deuxième réponse ;
- on peut en conclure que les deux systèmes aboutissent, au moins partiellement, sur des neurones communs.

En tenant compte de ces considérations, notre première conclusion sera la suivante : dans chaque toit optique, les fibres venant des deux rétines se terminent sur les mêmes neurones, c'est-à-dire qu'il y a convergence des terminaisons des fibres directes et des fibres croisées sur les mêmes éléments cellulaires ; il s'ensuit que très probablement il n'existe pas de neurones pourvus d'une afférence uniquement ipsilatérale, ou tout au moins, que ces neurones sont en nombre négligeable. On peut alors expliquer de la manière suivante les résultats de double stimulation de la voie visuelle :

— Sur un toit donné (*g*) : un éclair appliqué à l'œil contralatéral met en jeu, par l'intermédiaire des fibres croisées, un grand nombre de neurones (*fig. 7, schémas*), les uns à afférence uniquement croisée, les autres à double afférence. Si alors nous appliquons à la suite, à bref intervalle, un éclair identique à l'œil ipsilatéral, il ne met en jeu que les neurones possédant une afférence directe, c'est-à-dire les neurones à double afférence ; ces derniers, déjà sollicités par le choc contralatéral précédent, sont en période de subnormalité : nous obtenons une réponse d'amplitude considérablement diminuée par rapport à la réponse ipsilatérale obtenue isolément (*fig. 7, a et b, tracés inférieurs*).

— Pendant ce temps, sur l'autre toit (*d*), le premier choc a une valeur de choc ipsilatéral, il ne met en jeu, pour ce toit, que les seuls neurones à double afférence ; le choc contralatéral subséquent sollicitera presque tous les neurones à innervation croisée, dont ceux à innervation mixte, mais du fait que ces derniers sont en période de subnormalité, la réponse totale sera moins grande qu'à la stimulation contralatérale isolée. Cette fois, pourtant, la diminution d'amplitude de la deuxième réponse est beaucoup moins marquée, puisqu'ici le deuxième choc met en jeu, par les nombreuses fibres croisées, un plus grand nombre de neurones (*fig. 7, a et b, tracés supérieurs*).

Ce que nous venons de dire pour des éclairs délivrés devant les deux yeux séparément est valable pour des chocs appliqués sur les deux nerfs optiques. Il est moins aisé d'interpréter aussi simplement les résultats obtenus en combinant un stimulus bref à un éclairement prolongé (*fig. 8, schéma b*). Il y a néanmoins toute raison de supposer que ce dernier maintient en activité soutenue un certain nombre de neurones rétinotectaux, c'est-à-dire place un certain contingent d'élé-

ments tectaux en subnormalité pour toute autre afférence. Si, en maintenant l'illumination continue d'un œil (l'œil droit, pour fixer les idées), nous stimulons l'œil opposé (gauche, par conséquent), par éclairs isolés : sur le toit gauche, cette stimulation gauche, transmise par un petit nombre de fibres directes, trouvera peu de neurones à double innervation capables de répondre : la réponse est beaucoup plus petite que la réponse ipsilatérale isolée. Sur le toit droit : la stimulation gauche, transmise par un grand nombre de fibres croisées, mettra en jeu un grand nombre de neurones à innervation croisée, mais comme tout ou partie des neurones à double innervation est en période réfractaire, la réponse globale est un peu plus petite que la réponse contralatérale isolée. Les modifications sont encore plus nettes, surtout sur le toit droit, quand on emploie pour la lumière continue une intensité plus forte, celle des éclairs restant la même que précédemment. La lumière continue met alors en jeu, sans doute, davantage de fibres, et les modifications qu'elle provoque dans les réponses aux éclairs sont alors plus apparentes (*fig. 8, schéma c*).

Outre ces renseignements sur l'organisation convergente des afférences optiques de double origine, ces expériences apportent la confirmation de certaines données que mettait déjà en évidence l'étude histologique.

Nous avons fait implicitement appel à l'une de ces données, au cours de notre étude de la convergence : la proportion de fibres directes par rapport à l'ensemble des fibres d'une même bandelette optique, et par conséquent celle des neurones ou des groupes de neurones recevant les deux espèces de terminaisons, est faible : c'est ce qui explique l'asymétrie des modifications enregistrées sur les deux toits lorsqu'on fait précéder la stimulation d'un œil par celle de l'autre œil.

D'autre part, les neurones ou les groupes de neurones qui reçoivent à la fois des fibres croisées et des fibres directes ne constituent pas un territoire particulier, ils sont disséminés au milieu des éléments qui reçoivent uniquement des fibres croisées (peut-être forment-ils de petits groupes, mais alors ces groupes eux-mêmes sont disséminés) : nous avons vu en effet qu'en stimulant l'œil ou le nerf ipsilatéral on recueillait la réponse du toit en des points séparés par des points muets, mais répartis sur toute la surface accessible du lobe.

Or on a récemment démontré (HAMDI et WHITTERIDGE, 1954) que chaque quadrant de la rétine des Oiseaux se projette en une région déterminée du toit optique. Exprimés en fonction de la topographie rétinienne, nos résultats semblent donc indiquer que les fibres optiques directes prennent naissance en de nombreux points dans toute la rétine, sans desservir un territoire rétinien particulier.

2) INTERACTIONS MESENCEPHALIQUES : ROLE PUREMENT DYNAMOGENIQUE DES FIBRES COMMISSURALES

Le rôle des systèmes commissuraux comme voie de passage des influx afférents primaires d'un toit vers l'autre étant écarté, on était tenté de chercher à objectiver pour ces systèmes, un rôle plus diffus de liaison fonctionnelle entre les deux centres visuels homologues, quel que soit l'aspect précis de cette interaction fonctionnelle.

Les expériences que nous allons décrire ont pour but d'explorer certains aspects de ce rôle éventuel.

a) MISE EN JEU DES FIBRES COMMISSURALES PAR STIMULATION DIRECTE D'UN TOIT OPTIQUE

Deux groupes d'expériences nous ont permis d'observer, sans conteste possible, la mise en jeu des systèmes commissuraux, et en particulier, sans doute, celle de la commissure postérieure. Dans l'un et l'autre cas, l'excitation appliquée directement à un toit optique, s'est révélée capable d'activer le toit contralatéral.

1° *Strychninisation d'un toit optique :*

Si l'on pratique une strychninisation locale d'un toit optique en plaçant à sa surface un fragment de papier imbibé d'une solution de strychnine à 5‰ par exemple, on constate assez rapidement l'apparition de séries de « pointes strychniques » (cf. p. 78), dans l'intervalle desquelles toute activité spontanée de type normal a pratiquement disparu. Très vite, des phénomènes paroxystiques, très analogues, se développent également sur l'autre lobe optique ; ils se succèdent toutefois à une cadence plus lente et se greffent, ici, sur un tracé spontané pratiquement inchangé ; d'autre part, une comparaison détaillée révèle que les décharges ainsi « induites » de rythme plus lent ne se succèdent pas de façon quelconque par rapport à l'activité paroxystique contralatérale ; tout indique au contraire qu'elles résultent d'un passage de l'activité strychnique d'un toit vers l'autre au rythme d'une pointe sur 3 ou 4.

2° *Stimulation électrique d'un toit optique :*

D'un autre côté si nous stimulons directement l'un des toits optiques, par deux électrodes rapprochées placées à sa surface, nous recueillons sur l'autre une réponse de très faible amplitude constituée par une onde négative lente (près de 100 ms) de courte latence.

Une telle réponse résulte sans aucun doute d'un passage d'influx d'un toit vers l'autre par les voies commissurales.

On a recherché, d'autre part, des interactions mutuelles entre cette réponse transmise par le système commissural, et celle suscitée sur le même lobe optique par une stimulation périphérique : si l'on regarde ainsi ce que devient sur un toit la réponse à la stimulation du nerf optique contralatéral, lorsqu'on la fait précéder par la stimulation de l'autre toit, on ne note absolument aucune occlusion des phases principales de la première, par la seconde. Il est bien évident que l'existence d'un passage d'influx par le système commissural, c'est-à-dire la possibilité d'excitation d'un toit par l'autre, ne modifie en rien nos conclusions précédentes : l'objectivation d'une telle interrelation nécessite un « forçage » de la voie commissurale, et rien ne permet d'admettre que la volée rétinotectale gagnant un lobe optique met effectivement cette voie en jeu de façon massive.

Cet argument nous paraît d'autant plus valable que l'obtention d'un passage d'influx d'un toit vers l'autre, par strychninisation ou stimulation d'un des centres tectaux, n'est pas toujours aisément réalisable. Les cas ne sont pas rares où les résultats décrits ci-dessus ne sont pas retrouvés et où, même par mise en jeu intense d'un toit, la structure opposée reste muette.

b) EFFETS SECONDAIRES D'UNE SUPPRESSION DES ACTIVITÉS COMMISSURALES

Il restait une possibilité d'interprétation du rôle fonctionnel des liaisons tectotectales, calquée sur celle proposée par certains auteurs pour le corps calleux des Mammifères (CURTIS, 1940, *a* et *b* ; BREMER, 1952, *a* et *b*) : hypothétiquement, on pouvait en effet se demander si les interactions entre les deux toits ne consisteraient pas en un contrôle réciproque du niveau d'excitation par la voie des systèmes commissuraux. Quoique d'interprétation complexe, les expériences ou observations que nous rapportons ci-dessous suggèrent avec netteté l'existence d'un tel contrôle.

1° *Actions locales d'agents dépresseurs sur un toit optique :*

De façon générale, l'application d'un certain nombre d'agents dépresseurs sur un toit optique telle qu'elle y fasse disparaître toute activité, spontanée et évoquée, ne nous a pas paru modifier en quelque manière la réponse de l'autre toit à la stimulation périphérique.

Par contre, une action contralatérale indubitable sur l'activité spontanée a pu être obtenue dans certaines conditions.

C'est l'action dépressive obtenue par application locale de glace et givrage local par le chlorure d'éthyle qui nous apporte à ce sujet les données les plus intéressantes. L'application de glaçons sur un toit ne modifie pas les réponses de l'autre toit à la stimulation visuelle,

contralatérale ou ipsilatérale, mais l'on constate une diminution d'amplitude et de fréquence de l'activité de fond (activité « spontanée », cf. CREPAX et POMPEIANO, 1955) (fig. 10).

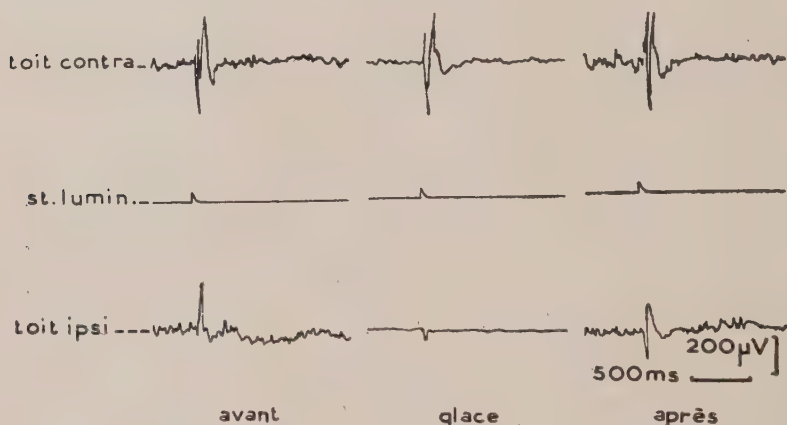


FIGURE 10 — Effets d'une application ménagée de fragments de glace sur le toit optique ipsilatéral à l'œil stimulé.

Quoique rudimentaire, ces quelques données suggèrent l'existence d'une interaction réciproque entre les deux toits, par la voie des fibres commissurales. Cette facilitation, que supprimeraient les agents refroidissants ou dépresseurs, serait indispensable pour le maintien des activités de bas voltage — spontanées ou dues aux afférences de natures diverses — qui parviennent en tous temps au toit optique ; mais elles ne seraient pas nécessaires pour le développement des réponses aux stimulations relativement brutales que nous exerçons : illumination très vive d'un œil, choc électrique appliqué directement sur le nerf optique. Dans les conditions naturelles, par contre, les excitations lumineuses sont généralement moins violentes, et l'on conçoit le rôle que peut alors jouer un tel système d'interaction réciproque entre les deux toits.

2° Répercussions de la section de la commissure postérieure :

Une autre observation, qui évoque, elle aussi, une interaction entre les deux toits, a pu être parfois faite lors de sections de la commissure postérieure. Il a été possible en effet de noter un accroissement — ayant duré pendant tout le reste de l'expérience — de l'amplitude de la réponse ipsilatérale. Nous comprenons mal, actuellement, quel peut être le mécanisme précis de cette augmentation d'amplitude, alors que l'on pouvait s'attendre, sur les bases des observations précé-

dentes, à une diminution d'amplitude des réponses (suppression d'une dynamogénie) ou à une réduction de l'activité spontanée. D'autres données seront nécessaires pour une interprétation plus complète de ces interactions ; néanmoins, leur existence, pouvait, pensons-nous, être signalée, en tant qu'elles servent peut-être à établir un certain état d'équilibre entre les deux centres homologues qui ne sont pas touchés à un même degré par une stimulation périphérique directionnelle.

D. — CONCLUSION

Nous avons pu montrer, dans cette première partie, que les toits optiques des Oiseaux, centres visuels mésencéphaliques, étaient reliés non pas indépendamment chacun à l'œil opposé, mais chacun aux deux yeux. Liaison asymétrique, il est vrai, avec une forte prédominance du contingent contralatéral.

La liaison de l'œil avec le toit ipsilatéral est due à l'existence de fibres optiques qui ne croisent pas la ligne médiane, et elle n'est due qu'à ce fait. En ce sens, le chiasma optique des Oiseaux présente de fortes analogies avec celui de certains Mammifères inférieurs, comme le Lapin.

Par ailleurs, outre que les deux toits fonctionnent non indépendamment, du fait que chaque rétine envoie simultanément des influx aux deux toits, il existe un système « dynamogénique » qui règle probablement les niveaux d'activités des deux toits l'un par rapport à l'autre. Ce système comprend les fibres dorsales de la commissure postérieure, et très probablement certains noyaux mésencéphaliques dont les anatomistes soulignent les connexions avec les toits optiques voisins.

Nous ne voulons pas avancer que les deux toits optiques fonctionnent comme un tout, en ce qui concerne la vision du moins, mais nous pouvons souligner leur interdépendance, et la part de chacun à la vision mésencéphalique en rapport avec les deux yeux.

DEUXIÈME PARTIE

L'ACTIVITÉ DU TÉLENCÉPHALE
SUSCITÉE PAR LA STIMULATION
DE LA VOIE VISUELLE

CHAPITRE I

RAPPEL ANATOMIQUE

Le télencéphale des Oiseaux est formé de deux masses piriformes, dont la surface est presque parfaitement lisse (*fig. 1*, p. 26). Ces hémisphères cachent la partie supérieure du thalamus, et recouvrent plus ou moins, selon que l'on considère des espèces plus ou moins évoluées, les lobes optiques. Dans le cas du Pigeon, ils n'en recouvrent que la face supérieure, dont ils sont séparés par une mince lamelle osseuse, et viennent cacher également, en arrière, la partie la plus antérieure du cervelet.

A. — STRUCTURE GÉNÉRALE DU TÉLENCÉPHALE

Du point de vue phylogénétique, le télencéphale des Oiseaux est caractérisé par rapport aux espèces inférieures par :

- une régression importante des formations ventrobasales (septales) du télencéphale (futures régions olfactives de la base des Mammaliens), et, en général de toutes les structures en rapport avec l'olfaction (*fig. 11, a*);

- un net développement, par contre, des formations striatales, c'est-à-dire ventrolatérales (futurs ganglions gris de la base des Mammaliens);

- l'extension, aux $3/4$ de la surface du télencéphale, d'un neopallium rudimentaire (futur cortex cérébral). Ainsi la majeure partie des hémisphères est constituée par les différentes parties du striatum (*fig. 11, a et b*), recouvertes par un mince neopallium. Les régions septales, refoulées en bas et en avant, se continuent dorsalement entre le sillon interhémisphérique et le ventricule latéral par une mince lame qui constitue l'archipallium (futur hippocampe).

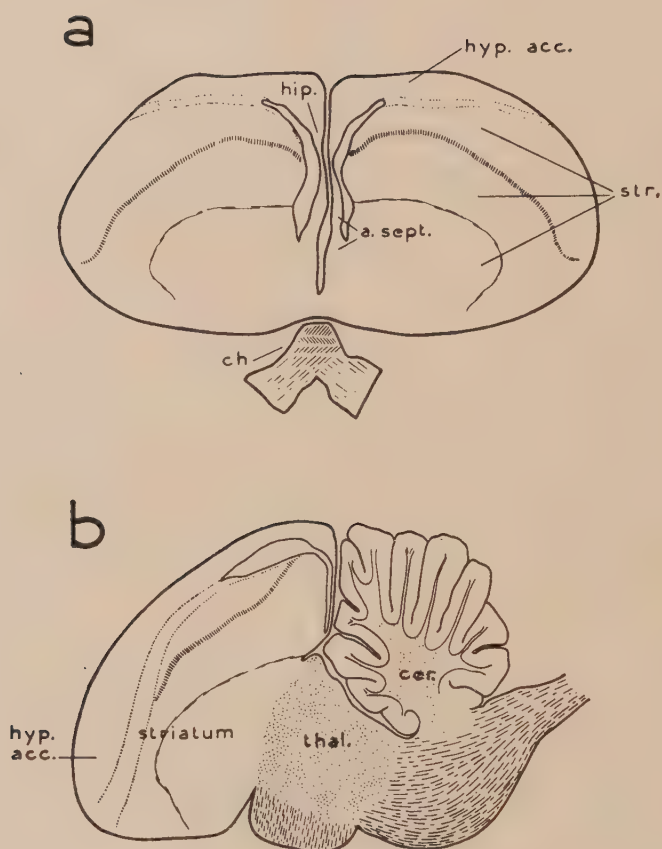


FIGURE 11 — Coupe du télencéphale du Moineau

a : coupe frontale ;

b : coupe longitudinale ;

a. sept. : aires septales ; — *cer.* : cervelet ; — *ch.* : chiasma optique ; — *hip.* : hippocampe ; — *hyp. acc.* : hyperstriatum accessoire (neopallium) ; — *str.* : striatum ; — *thal.* : thalamus

(Schémas d'après KAPPERS, HUBER et CROSBY, 1936)

B. — ORGANISATION DES AFFÉRENCES GAGNANT LE TÉLÉNCÉPHALE

Nous ne mentionnerons ici que les systèmes se projetant au striatum et au neopallium, le septum ne recevant que des afférences d'origine olfactive.

1) SYSTEMES AFFÉRENTS GAGNANT LE STRIATUM (Fig. 12)

Si l'on s'en réfère aux données anatomiques classiques, on voit que le striatum reçoit des afférences :

— *du thalamus*, par un important tractus, le faisceau latéral du télencéphale : fibres somesthésiques relayant dans le noyau rond, fibres visuelles dans le noyau genouillé latéral, afférences de nature indéterminée issues de plusieurs noyaux thalamiques qui peuvent être considérés comme des noyaux d'association ;

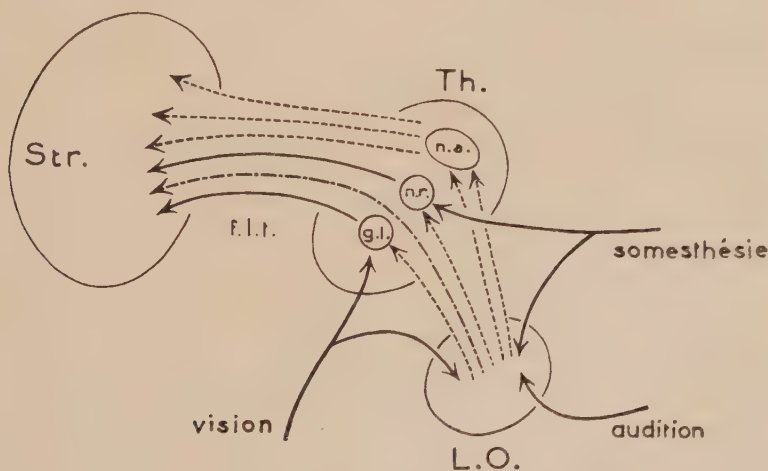


FIGURE 12 — Schéma figurant les différentes afférences gagnant le striatum

f.l.t. : faisceau latéral du télencéphale ; — g.l. : noyau genouillé latéral ;
— L.O. : lobe optique ; — n.a. : noyaux d'association ; — n.r. : noyau rond ; — Str. : striatum ; — Th. : thalamus.

— *des lobes optiques*, par un contingent qui rejoint le faisceau latéral du télencéphale. Au premier abord, ces afférences peuvent concerner le tact, tout autant que la vision et l'audition, puisque ces

divers modes se projettent au niveau des lobes optiques ; nous reviendrons plus loin sur cette question ;

— *de l'hypothalamus*, par un petit faisceau ; toutefois, le sens de parcours des influx dans ce faisceau n'est pas déterminé avec certitude ;

— *du noyau principal du trijumeau*, enfin ; cependant la réalité de l'aboutissement de ce tractus trigéminofrontal au télencéphale est actuellement contestée (ERULKAR, 1955).

Signalons que, d'une manière générale, ces diverses voies afférentes comportent des fibres croisées et des fibres directes. Si l'on excepte les deux dernières origines, somme toute incertaines, on voit que le striatum reçoit l'essentiel de ses afférences du thalamus et des lobes optiques ; c'est-à-dire que deux systèmes aboutissent au télencéphale, l'un avec relais diencéphalique, mode qui prédomine dans l'organisation mammalienne, dans laquelle les tubercules quadrijumeaux, homologues des lobes optiques, ont subi une très importante régression ; l'autre comportant un aboutissement préalable des afférences dans les lobes optiques, ce qui caractérise les Vertébrés inférieurs, dont le striatum et le thalamus sont très réduits.

Il était intéressant de chercher à préciser quel est, des deux systèmes afférents, celui qui prédomine chez les Oiseaux, groupe qui présente une organisation de transition : en effet, on constate un développement maximal des toits optiques, en même temps qu'un accroissement important du télencéphale et du thalamus par rapport aux classes inférieures. Nous allons donc rapidement comparer l'organisation de ces deux voies.

a) AFFÉRENCES SPÉCIFIQUES RELAYANT DANS LE THALAMUS

Nous avons vu qu'il s'agissait de fibres tactiles et visuelles. Deux constatations s'imposent très vite : d'une part, en ce qui concerne les afférences d'origine somesthésique, on a récemment contesté l'existence d'un relais thalamique (ERULKAR, 1955) ; d'autre part, bien qu'il parvienne quelques fibres optiques directement au noyau genouillé latéral, et que des fibres relient ensuite ce noyau au striatum, il ne s'agirait là que de faisceaux extrêmement grêles.

Ainsi, en tant que relais sur des voies spécifiques, le thalamus des Oiseaux apparaît, à première vue, tout à fait secondaire.

b) AFFÉRENCES ISSUES DES LOBES OPTIQUES

On pouvait s'attendre à ce que ce système apporte au striatum davantage d'éléments que le premier ; en fait, si les afférences qui gagnent les centres mésencéphaliques sont nombreuses et de modalités

diverses : visuelles, acoustiques, tactiles, voire vestibulaires et végétatives, par contre les fibres qui, des toits optiques, gagnent directement le télencéphale, forment un tractus peu important.

Il est du reste difficile de considérer les toits optiques comme un système de relais au même titre que les noyaux spécifiques du thalamus : les fibres des différentes sensibilités n'y aboutissent pas dans des territoires distincts, et le toit optique, avec sa structure stratifiée de type corticoïde, se présente plutôt comme une formation coordinatrice. Aussi, plus qu'une transmission des influx de divers modes vers le striatum, on peut penser que le toit optique assure, soit un contrôle des structures supérieures, soit l'envoi de signaux déjà intégrés vers le télencéphale.

Dans cette perspective, l'intérêt se porte alors sur d'autres connexions qui n'entrent pas dans le cadre des deux systèmes étudiés ci-dessus.

c) AFFÉRENCES RELAYANT DANS LES NOYAUX THALAMIQUES « D'ASSOCIATION »

Il existe en effet des fibres issues des couches profondes des toits optiques et qui gagnent chacun des noyaux thalamiques, non seulement les noyaux spécifiques (noyau genouillé latéral, noyau rond), mais aussi plusieurs autres noyaux qui paraissent avoir un rôle d'association intrathalamique. D'autre part, les connexions de ces noyaux thalamiques « d'association » semblent former une importante proportion du faisceau latéral du télencéphale qui unit le thalamus aux différentes parties du striatum.

En conclusion, d'après les seules données d'anatomie microscopique, c'est-à-dire en considérant les faisceaux ascendants qui relient les différents centres mésencéphalique, diencéphalique et télencéphalique, ainsi que les proportions relatives de ces faisceaux, on peut souligner les faits suivants :

Il existerait, tout au moins en ce qui concerne la vision, puisque le fait en est contesté pour la somesthésie, des fibres gagnant le striatum après relais thalamique (ici le noyau genouillé latéral), sans passage au niveau des lobes optiques ; cette voie spécifique serait numériquement peu importante. Mais la majeure partie des afférences du striatum lui viendrait en définitive des lobes optiques, soit directement, soit surtout par l'intermédiaire du thalamus. Il est bon d'ajouter que, les nombreux tractus tectothalamiques comportant une certaine proportion de fibres tectopètes, le thalamus exercerait sans

doute à son tour un certain contrôle sur les structures du mésencéphale dorsal. Il en serait de même du télencéphale, qui envoie un petit faisceau de fibres vers les toits optiques.

2) AFFERENCES GAGNANT LE NEOPALLIUM

Nous rappellerons d'abord très rapidement les caractéristiques du neopallium des Oiseaux.

Inexistant à la base du télencéphale, il recouvre les trois quarts de la surface dorsale et latérale des hémisphères, d'une mince enveloppe stratifiée. A 6 couches, selon CRAIGIE (1934), dans le télencéphale de l'Emeu, à 4 couches pour des espèces moins évoluées, avec une stratification beaucoup moins nette enfin chez les espèces les moins favorisées, il ne se distingue pas toujours aisément du striatum sous-jacent. Cependant, une région particulière de ce neopallium (« hyperstriatum accessoire »), présente toujours une plus grande épaisseur ainsi qu'une stratification plus nette : c'est elle qui se signale à la surface dorso-médiane du télencéphale par une petite éminence (*fig. 1*).

En ce qui concerne les afférences de ce neopallium, elles sont en un sens les mêmes que celles du striatum, du fait que toute la couche corticoïde est reliée au striatum sous-jacent par des fibres d'association, ceci semblant particulièrement net au niveau de l'hyperstriatum accessoire. Certains anatomistes signalent, de plus, des liaisons directes de ce neopallium avec le noyau rond, et le noyau principal du trijumeau. Mais nous avons vu que, d'après les données physiologiques récentes, on devrait contester leur existence.

Aussi le neopallium aviaire semble-t-il, à cet échelon phylogénétique, n'avoir pas acquis son indépendance, et rester tributaire des formations striatales (futurs ganglions gris de la base des Mammaliens). C'est pourquoi beaucoup d'anatomistes le considèrent comme trop rudimentaire pour lui accorder le qualificatif de « corticoïde », et ceci d'autant plus qu'au point de vue efférences, les fibres de la strie terminale, qui, du télencéphale, gagnent le bulbe, et probablement la moelle, semblent naître non du neopallium mais des régions centrales du striatum. Cependant, après ROGERS (1922-1923) et KALISCHER (1905), on verra plus loin que BREMER, DOW et MORUZZI (1939) déterminèrent un territoire néopallial caudal qui se comporterait comme une aire motrice pour les muscles de la tête et des yeux.

CHAPITRE II

ÉTUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE

L'étude électrophysiologique nous a montré que la stimulation visuelle fait apparaître, de même que sur les toits optiques, des réponses électriques au niveau du télencéphale du Pigeon.

Avant de présenter les résultats de nos recherches personnelles sur ce centre visuel télencéphalique, et ses voies d'afférences, nous passerons rapidement en revue un certain nombre de données antérieures qui pour la plupart ont été acquises avant la mise au point des méthodes électrophysiologiques.

A. — RAPPEL HISTORIQUE *

La notion de centre visuel télencéphalique chez les Oiseaux n'est pas nouvelle : elle a été assez abondamment discutée dès le début du siècle dernier. Si la majorité des auteurs (FLOURENS, 1824 ; LONGET, 1842 ; RENZI, 1863-1864 ; BECHTEREW, 1884, 1909 ; MÜNZER et WIENER, 1898) s'accorde pour affirmer que les pigeons survivant à l'ablation des deux lobes optiques ont un comportement d'oiseaux totalement aveugles, d'autres, par contre (STEFANI, 1881 ; SCHRADER, 1892) soutiennent que de tels animaux présentent, non une cécité, mais une « agnosie visuelle » : ils peuvent voler en évitant les obstacles, par exemple, mais sont incapables de se nourrir seuls, parce que disent ces auteurs, s'ils voient la nourriture, ils ne sont plus capables de la reconnaître pour telle. SCHRADER pense que la vision, incomplète, que possèdent encore ces pigeons, est due à la présence d'un centre optique dans le télencéphale.

Plus suggestives encore sont les observations apportées à la même époque, concernant cette fois des pigeons privés de télencéphale. La plupart des auteurs (BOULLAUD, 1830 ; MAGENDIE, 1839 ; LONGET, 1842 ; RENZI, 1863, 1864 ; VOIT, 1868, pour ne citer que les premiers),

(*) D'après TEN CATE (1935).

constatent que les pigeons thalamiques présentent un certain degré de vision, mais aussi une agnosie visuelle, qui les empêche, en particulier, de se nourrir seuls. Ce fait serait dû à ce qu'il y aurait dans le télencéphale un centre « coordonnant la reconnaissance optico-sensorielle de la nourriture, et la réaction motrice consécutive (prise des graines dans le bec) », ainsi qu'il ressort de travaux plus récents (SHAKLEE, 1921 ; VAN ESSEN, 1931).

Quant à la localisation d'un tel centre, NOLL (1915), puis ROGERS (1922) apportent des observations intéressantes ; ROGERS, en particulier, par une méthode d'ablations fractionnées, montre que le striatum est indispensable pour des actes tels que l'alimentation, la recherche du partenaire, la préparation du nid, etc. ; alors que l'ablation isolée du neopallium semble n'apporter aucun changement dans le comportement de l'oiseau.

Signalons cependant que toutes ces observations ont été remises en cause en 1938 par THAUER et PETERS : menant de front des expériences d'extirpation du télencéphale et une recherche histologique méthodique des lésions consécutives, ils soutiennent que les troubles rapportés à une agnosie visuelle seraient dus, beaucoup plus qu'à l'ablation même du télencéphale, à des dommages subis secondairement par le diencéphale et le mésencéphale. Ils déplorent, du reste, que les auteurs précédents aient négligé l'examen anatomique du cerveau des animaux opérés.

Ainsi, malgré le grand nombre des recherches qui, on le voit, y furent consacrées, le problème de la vision télencéphalique des Oiseaux était loin d'être résolu, et il paraissait intéressant de le reconsidérer sous l'angle électrophysiologique. Cependant, peu d'auteurs modernes l'ont abordé : BREMER, DOW et MORUZZI (1939) sont pratiquement les seuls à avoir mis en évidence, sur le télencéphale du Pigeon, des modifications de l'activité lors de l'illumination de l'œil (effet « on »).

B. — CARACTÉRISTIQUES DES RÉPONSES DE LA SURFACE DU TÉLENCÉPHALE A LA STIMULATION DE LA VOIE VISUELLE

1) ALLURE DES REPONSES

Il n'apparaît pas de différences essentielles entre les réponses du télencéphale à la stimulation visuelle de l'œil et celles à la stimulation électrique du nerf optique : l'allure générale est semblable, seules les latences et la durée varient.

Dans les deux cas, une telle réponse électrique se présente, en dérivation monopolaire, comme une onde négative assez lente. Elle est bilatérale, mais la réponse ipsilatérale est souvent moins ample que la réponse contralatérale recueillie au point symétrique.

a) POUR UNE STIMULATION LUMINEUSE (*fig. 13, a*)

La réponse contralatérale a une amplitude maximale de l'ordre de 400 à 500 μV , une durée de 60 à 80 ms environ, une latence de l'ordre de 20 ms. La réponse ipsilatérale a une amplitude de 300 à 400 μV ; elle apparaît soit en même temps que la réponse contralatérale, soit avec un retard de plusieurs millisecondes.



FIGURE 13 — Réponses des deux hémisphères télencéphaliques à une stimulation unilatérale

a : stimulation lumineuse de l'œil ;

b : stimulation électrique du nerf optique.

b) POUR UNE STIMULATION ÉLECTRIQUE DU NERF OPTIQUE (*fig. 13, b*)

La latence est plus courte, de même que la durée de la réponse, qui se situe aux environs de 50 ms. De plus, la constance de ces réponses, qui contraste avec la variabilité des phénomènes évoqués par le stimulus lumineux, permet une étude plus approfondie de leur configuration. C'est ainsi que la réponse, tant ipsilatérale que contralatérale, se montre formée de deux éléments successifs, un premier élément bref (latence : 5 ms) précédant une variation lente, phénomène principal, dont le départ apparent se situe à 10 ms environ du stimulus. En somme, les deux réponses symétriques sont quasi simultanées, et également très semblables. Seules des différences de détail sont observables ; c'est ainsi que, dans la réponse ipsilatérale, le premier élément est le plus souvent réduit à un petit crochet négatif

(fig. 13, b), alors que dans la réponse contralatérale ce premier élément est beaucoup plus ample, en sorte qu'il ne se distingue généralement de l'onde lente que par une petite encoche sur la phase ascendante de celle-ci.

2) REPARTITION EN SURFACE

Les réponses à la stimulation lumineuse d'un œil, ou électrique d'un nerf optique, sont présentes sur les deux hémisphères, dans deux territoires bien délimités de la surface dorsale, égaux et symétriques, et qui se rejoignent sur la ligne médiane (fig. 14).

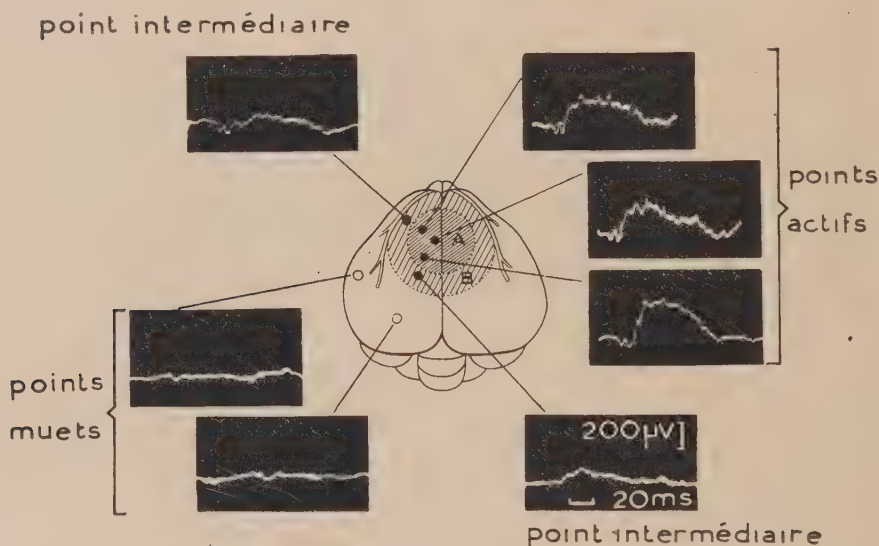


FIGURE 14 — Répartition topographique des réponses de la surface télencéphalique à la stimulation de l'œil droit

Les tracés représentent des réponses recueillies en des points pris au hasard dans chaque région.

Pour ne pas charger la figure, on n'a représenté que des réponses contralatérales.

A : zone de réponses constantes et d'amplitude maximale ;

B : zone de réponses variables et d'amplitude plus faible.

Pour chaque hémisphère, ce territoire actif peut se diviser en deux zones A et B :

— La zone A, où l'on recueille des réponses avec une grande régularité, longe le sillon interhémisphérique ; en forme de demi-

cercle, elle s'étend en arrière jusqu'à un point situé à peu près au milieu de l'axe occipito-frontal. En avant, elle se termine à environ 5 mm du rostre. Il est intéressant de noter que cette zone coïncide assez fidèlement avec la surface de l'éminence dorsomédiane formée par l'hyperstriatum accessoire, région particulière de la couche néo-palliale.

— La zone B, où l'on ne recueille des réponses qu'assez exceptionnellement, entoure la zone A, en avant jusqu'au rostre, latéralement et en arrière sur 5 mm environ.

Sur tout le reste de la surface des hémisphères, nous n'avons jamais recueilli de réponse à la stimulation visuelle.

3) BILATERALITE

Nous avons vu que la stimulation visuelle unilatérale, soit d'un œil, soit d'un nerf optique, évoquait des réponses télencéphaliques simultanées, analogues sur les deux hémisphères. Cette notion de bilateralité ne pose pas ici les mêmes problèmes qu'au niveau des toits optiques. Si, en effet, il était classiquement admis une asymétrie des voies optiques au niveau du mésencéphale des Vertébrés inférieurs, les anatomistes reconnaissent au contraire que les tractus qui atteignent le télencéphale présentent tous des fibres directes et des fibres croisées, sans que soit précisée, du reste, l'importance numérique de ces dernières.

Mais il convenait de s'assurer que les réponses ipsilatérales recueillies sur le télencéphale n'étaient pas un artéfact de diffusion électrique, c'est-à-dire que nous ne recueillions pas à distance, de l'autre côté de la ligne médiane, des activités réellement évoquées dans l'hémisphère contralatéral ; d'autant que l'aire activée longe le sillon inter-hémisphérique, et que nous retrouvons de l'autre côté des réponses analogues sans interposition d'une bande silencieuse.

En fait, cette critique ne vaut pas : les expériences de strychnisation locale l'éliminent ; l'application ménagée de l'alcaloïde sur un des hémisphères modifie considérablement la réponse de ce dernier (voir ci-dessous) sans qu'aucune de ces modifications ne se répercute sur la réponse recueillie de l'autre côté du sillon médian, alors même que les deux points de dérivation sont distants d'à peine 1 ou 2 mm. Il paraît peu probable, dans ces conditions, que les phénomènes recueillis sur la surface ipsilatérale soient le reflet de l'activité des structures de l'autre côté.

Nous étions donc en mesure de conclure que la stimulation de la voie visuelle de chaque côté évoque des réponses électriques dans

deux territoires symétriques du télencéphale, bien délimités superficiellement. Le problème qui allait maintenant se poser était de préciser si de telles réponses tirent réellement leur origine de la structure néopalliale superficielle, ou si elles naissent en réalité de zones sous-jacentes. C'est à tenter de répondre à cette question que nous nous sommes dès lors attaché.

C. — ORIGINE RÉELLE DES RÉPONSES VISUELLES DU TÉLENCÉPHALE

Sans doute le fait de recueillir des réponses à la surface du télencéphale ne préjuge-t-il pas de l'origine superficielle de ces réponses : nous ne pouvons à priori dire si elles représentent l'activité des couches immédiatement situées sous l'électrode (neopallium), ou si elles sont le reflet d'une activation de régions situées en profondeur (striatum ou septum). Or ce problème est d'autant plus intéressant que la région d'où précisément nous recueillons les réponses les plus amples est l'hyperstriatum accessoire, c'est-à-dire la portion la plus évoluée du neopallium, et que l'on pouvait se demander si cette structure ne serait pas, du point de vue fonctionnel, l'homologue de l'aire striée des Mammaliens. On rappellera à ce sujet que, dans leur étude électrophysiologique du télencéphale du Pigeon, BREMER, DOW et MORUZZI (1939) se trouvèrent devant un problème analogue, et conclurent que ce n'était pas la couche néopalliale qui était activée par la stimulation visuelle, mais probablement des territoires sous-jacents : analysant la réponse télencéphalique à l'installation de la lumière (effet « on »), ils notèrent sa grande résistance à la cocaïnisation locale, résistance qui contrastait avec la sensibilité, mise en évidence par ailleurs, du neopallium à cette même action.

Deux moyens d'approche de ce problème ont été utilisés dans nos expériences : d'une part, l'exploration directe des couches profondes du télencéphale, afin d'étudier éventuellement leurs modalités de réponse à la stimulation visuelle ; d'autre part, l'application de strychnine sur la surface néopalliale, réalisant son activation locale, et permettant de décider de sa participation au potentiel recueilli.

1) DERIVATIONS PROFONDES

Nous avons utilisé des électrodes métalliques fines (diamètre à l'extrémité : 10 à 30 μ) isolées sauf à la pointe (voir *Techniques*, p. 19). Ces électrodes étaient enfoncées perpendiculairement à la

surface dorsale. En partant de points variés de la zone responsive superficielle, nous observions ainsi les modifications de la réponse en chaque point le long d'un trajet dorsoventral intéressant presque toute l'épaisseur du télencéphale (fig. 15). Dans ces conditions, nous avons constaté deux ordres de modifications, intéressant, l'un la destinée de l'élément précoce, l'autre celle de l'onde négative principale.

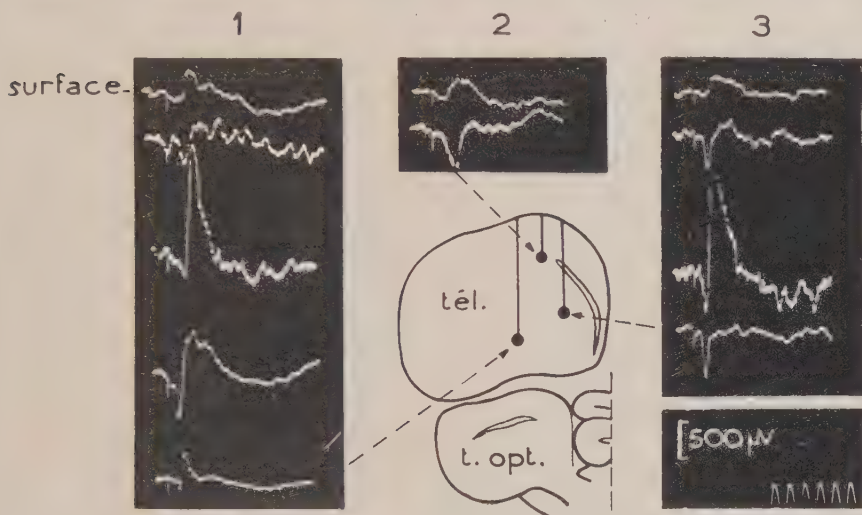


FIGURE 15 — Réponses des structures profondes du télencéphale à la stimulation du nerf optique contralatéral

Les réponses ont été recueillies le long des 3 trajets, de longueurs différentes, figurés sur le schéma (coupe transversale intéressant le côté gauche du télencéphale).

l. opt. : lobe optique ; — *tél.* : télencéphale.

— *L'élément précoce* subit, au fur et à mesure que la pointe de l'électrode gagne en profondeur, des modifications de polarité et d'amplitude ; très tôt apparaît, à la phase du crochet négatif, une positivité (fig. 15, trajets 1, 2, 3 : deuxième image) qui s'accroît ; beaucoup plus profondément, cet élément précoce devient diphasique, positif-négatif ; tout à fait ventralement enfin, ou bien l'activité précoce disparaît, ou bien il ne persiste plus, de nouveau, qu'une positivité (fig. 15, trajet 3, quatrième image).

— *L'onde négative principale* ne présente aucune inversion, mais subit en profondeur un accroissement très important (fig. 15, trajets 1 et 3, troisième image), pour diminuer ou disparaître ensuite. Cette négativité garde pratiquement la même latence qu'en surface.

C'est sur les interprétations les plus habituellement fournies des résultats, analogues aux nôtres, d'exploration au sein d'une structure nerveuse, que nous baserons nos propres déductions : des modifications d'amplitude et de polarité d'une activité électrique en fonction de la profondeur de dérivation renseignent, en effet, à la fois sur la localisation anatomique et sur l'orientation, par rapport à la direction d'exploration, des éléments neuroniques qui constituent le substrat de cette activité. Il est logique, d'une part, de considérer que le point d'amplitude maximale a toutes chances d'être le plus proche du foyer d'activité ; nous admettons, d'autre part, avec BISHOP et O'LEARY (1942, a et b), BUSER (1955), enfin LI, CULLEN et JASPER (1956, a et b) que, selon qu'un phénomène s'inverse ou ne s'inverse pas le long du trajet d'une électrode, les neurones générateurs, supposés courts, sont respectivement ou parallèles, ou perpendiculaires à ce trajet.

Ainsi nos résultats suggèrent-ils :

1° Que les activités décelables à la surface des hémisphères (crochet précoce et onde négative principale) ont leur origine réelle dans des structures plus profondes du télencéphale, puisque c'est à ces niveaux profonds que leur amplitude est maximale.

2° Que du point de vue de leur orientation spatiale, les deux éléments successifs se comportent très différemment ; l'inversion n'intéresse en effet que la composante précoce, et révèle que seule celle-ci aurait pour origine des neurones perpendiculaires à la surface. Quant à l'onde négative, ou bien les éléments qui l'engendrent sont parallèles au plan superficiel, ou bien leur disposition est quelconque, sans résultante d'orientation fixe.

Quelques précisions allaient être apportées, quant au niveau anatomique du foyer d'activité, par le repérage histologique des trajets des électrodes (voir *Techniques*, p. 22). On constate en effet que la positivité précoce apparaît lorsque la pointe a traversé la couche néo-palliale superficielle (hyperstriatum accessoire) et se trouve dans la partie la plus dorsale du striatum ; l'onde négative principale acquiert par contre sa plus grande amplitude lorsque l'électrode se situe au niveau des régions centrales du striatum.

Nous n'avons pas cherché jusqu'à présent à pousser plus loin l'investigation, c'est-à-dire à déterminer avec davantage de précision quels étaient les éléments dont nous saisissions l'activité.

Nous sommes amené à conclure qu'il existe, dans les structures télencéphaliques, un centre situé au niveau du striatum, qui est activé par la stimulation visuelle. Ce sont les activités de ce centre que l'on saisit à distance, affaiblies en conséquence, lorsqu'on dérive à la surface dorsomédiane des hémisphères.

Toutefois, on sait qu'il existe des connexions entre striatum et neopallium, et l'on doit penser que la stimulation visuelle devrait évoquer quelque réponse, à latence plus ou moins longue, propre à la couche la plus superficielle. Il y aurait ainsi, dans l'onde recueillie en surface, un élément qui ne s'en distinguerait pas à première vue, et qui représenterait la réponse du dernier chaînon de la voie, c'est-à-dire de neurones situés dans la couche corticoïde et sollicités à leur tour par des afférences striatales. Les expériences de strychninisation locale pouvaient apporter une réponse à cette question.

2) STRYCHNINISATION DE LA SURFACE TELEENCEPHALIQUE

On sait que l'application locale, ménagée, de strychnine sur une surface réceptrice « corticale » exalte les réponses sensorielles évoquées au niveau de ce territoire. En fait, cette méthode permet de distinguer dans une réponse complexe recueillie à la surface d'une structure, les phénomènes « présynaptiques », reflétant l'activité des neurones des chaînons inférieurs, des phénomènes « postsynaptiques »

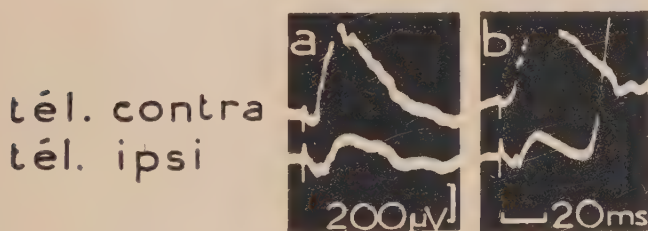


FIGURE 16 — Effets de la strychninisation locale sur les réponses du télencéphale

- a : réponses normales à la stimulation d'un nerf optique ;
- b : réponses aux mêmes points après application de strychnine à 5‰ sur la région de dérivation ipsilatérale.

représentant la mise en jeu des neurones terminaux situés dans le territoire superficiel ; en effet, seuls ces derniers phénomènes subiront, sous l'influence de la strychnine, une exaltation souvent démesurée, alors que les premiers demeureront inchangés. Nous allons donc pouvoir identifier la part des structures corticoïdes à la réponse recueillie en surface.

En fait, l'application d'un fragment de papier-filtre imbibé d'une solution de sulfate de strychnine à faible concentration (5‰), sur la surface dorsomédiane d'un hémisphère, provoque rapidement, dans la réponse de cette région à la stimulation du nerf optique, des modifications assez constantes, mais inattendues (*fig. 16*) : car, alors que la réponse évoquée proprement dite ne subit aucun changement, il apparaît un nouvel élément, grande onde « strychnique » greffée sur la phase terminale de la négativité principale ; cette onde, très ample, présente une certaine variabilité de latence, mais néanmoins se situe toujours à la fin de la réponse habituelle.

Ces résultats, on va le voir, confirment nos précédentes conclusions, en même temps qu'ils apportent une donnée nouvelle. D'une part, en effet, l'insensibilité à la strychnine des éléments principaux de la réponse prouve ici encore leur origine profonde ; mais d'autre part, l'apparition d'une réponse « strychnique » témoigne d'une activation locale — tardive — des neurones corticoïdes, par la volée visuelle ; on peut penser que cette activation, probablement trop faible dans les conditions normales, et non visible, n'est objectivée que lorsque les neurones ont été rendus hyperexcitables par le convulsivant.

Ainsi ces expériences suggèrent fortement l'existence d'une projection visuelle corticoïde discrète, et probablement indirecte étant donné la latence de l'élément qui lui correspond : ces conclusions sont en accord, par ailleurs, avec les données anatomiques selon lesquelles les noyaux thalamiques des Oiseaux sont reliés au neopallium non pas directement, mais par des systèmes de fibres ascendantes comportant une ou plusieurs synapses au niveau du striatum.

Nous pouvons donc conclure que la réponse télencéphalique à la stimulation de la voie visuelle est due essentiellement à la mise en jeu d'un centre striatal, mais que quelques éléments tardifs, normalement peu visibles, de cette réponse, semblent traduire une activation secondaire de la région dorsomédiane de la couche corticoïde (hyperstriatum accessoire). Cette région serait donc l'analogue rudimentaire de l'aire striée mammalienne.

Il est intéressant à ce propos de noter que, immédiatement en arrière de cette zone en rapport avec la vision, BREMER, DOW et MORUZZI (1939) avaient mis en évidence une région néopalliale dont la stimulation électrique évoquait des mouvements de la tête et des yeux ; ils avaient pu montrer que les efférences motrices en question naissaient bien de la couche superficielle, et non de territoires sous-corticaux. La disposition relative des aires « visuelle » et « motrice » du Pigeon peut paraître surprenante, et montre bien que l'organisation fonctionnelle du neopallium des Oiseaux ne présente que des rapports très lointains avec celle du cortex mammalien.

D. — VOIE DES AFFÉRENCES VISUELLES GAGNANT LE TÉLENCÉPHALE

Le problème qu'il convenait ensuite d'étudier est celui, déjà abordé ci-dessus (p. 63) de l'origine des influx optiques gagnant le télencéphale ; il s'agit en effet de savoir si les réponses que nous mettons en évidence sur les hémisphères sont dues à la mise en jeu de la voie optique rétinotthalmique dont l'unique relais est au niveau du noyau genouillé latéral du thalamus ; ou si elles proviennent d'une émission d'influx ascendants par les toits optiques activés massivement par la stimulation de la voie visuelle.

Une méthode directe aurait consisté à étudier l'activité du noyau genouillé au moyen de dérivations profondes, lors de la stimulation visuelle. Mais une telle investigation aurait présenté de grosses difficultés : ce noyau est en effet une formation très exiguë, et nous n'avons actuellement à notre disposition aucune technique pratique de repérage du type de celles qui existent pour le thalamus du Chat ou du Singe. D'autre part, le noyau genouillé se trouve logé tout contre la bandelette, et il paraissait bien difficile d'en pratiquer une stimulation élective sans mettre en jeu des fibres tectopètes. Une troisième difficulté pouvait naître du fait que, les toits optiques étant reliés par plusieurs faisceaux de fibres au noyau genouillé, nous risquions de recueillir, au niveau thalamique, l'activité réverbérée au niveau des toits.

Il restait à notre disposition des méthodes indirectes, visant à chercher le rôle des toits optiques dans la genèse des réponses télencéphaliques à la stimulation visuelle périphérique.

Dans un premier groupe d'expériences, nous avons voulu voir si les réponses télencéphaliques décrites plus haut pouvaient s'apparenter à celles obtenues par une stimulation directement appliquée sur les toits optiques.

Dans un second groupe, nous avons cherché à déterminer jusqu'à quel point les toits étaient nécessaires au fonctionnement du centre visuel télencéphalique, en pratiquant l'ablation de l'un, puis de l'autre des deux centres optiques mésencéphaliques.

1) REPONSES TELEENCEPHALIQUES A L'EXCITATION DIRECTE DES TOITS OPTIQUES

Deux méthodes étaient à notre disposition pour mettre en jeu d'éventuelles afférences des centres mésencéphaliques vers le télencéphale : la stimulation électrique du toit optique, et sa strychninisation.

a) STIMULATION ÉLECTRIQUE D'UN TOIT OPTIQUE

Un choc électrique isolé appliqué par deux électrodes à la surface d'un toit évoque sur le télencéphale des réponses qui présentent certaines ressemblances avec les activités évoquées par la stimulation du nerf optique.

En premier lieu, la topographie de ces réponses reproduit celle des potentiels évoqués par stimulation périphérique ; leur répartition est en effet essentiellement dorsomédiane (cf. *fig. 14*, p. 68), alors qu'il ne se manifeste aucune activité évoquée ni postérieurement, ni latéralement ; elles sont bilatérales, mais c'est sur l'hémisphère ipsilatéral au toit stimulé qu'elles sont généralement les plus amples.

Le second point de ressemblance concerne l'allure de telles activités : les réponses à la stimulation du toit (*fig. 17*) consistent essentiellement en une onde négative (latence : 8 ms, durée : 50 ms, amplitude maximale : 200 μ V environ) ; le sommet de cette onde comporte généralement deux indentations successives caractéristiques. Étant donné les points de ressemblance qui existent entre les deux types d'activités, on pouvait se demander si la réponse Rn, obtenue en un point de la surface télencéphalique par la stimulation du nerf contralatéral, n'était pas totalement identifiable à la réponse Rt, évoquée au même point par la stimulation du toit ipsilatéral ; ce qui ferait supposer que les influx optiques aboutissant au télencéphale sont relayés au niveau des toits optiques. Or l'étude comparative des latences de Rn et Rt infirme, partiellement du moins, une telle hypothèse.

En effet (*fig. 17*), la latence de Rt se tient aux environs de 8 ms, c'est-à-dire qu'elle se situe dans le temps entre le début de l'élément précoce (5 ms) et le début apparent de la grande onde négative (10 ms) de Rn. Ceci est particulièrement visible sur cette figure, où l'élément précoce de la réponse au nerf contralatéral est, fait assez rare, de faible amplitude, et se distingue nettement de l'onde qui lui succède.

On peut donc dire que l'élément précoce de Rn n'est sûrement pas dû à la mise en jeu des fibres passant par le toit optique. Par contre, on ne peut rejeter d'emblée la possibilité d'un tel mécanisme pour ce qui est de l'onde négative lente. Toutefois, il ne nous est pas possible d'apprécier quel pourrait être le temps utilisé par les influx, à partir du nerf optique, pour atteindre le télencéphale après relais au niveau du toit optique : en effet, même si la mesure des diverses latences, celles d'une part des réponses du toit à la stimulation du nerf contralatéral, celles d'autre part des réponses du télencéphale à la stimulation de ce toit, nous donne une certaine approximation des temps de transmission du point du nerf stimulé jusqu'au toit, puis du

toit au télencéphale, nous ne connaissons pas l'ordre de grandeur du temps perdu à l'intérieur même du toit optique, dans l'hypothèse d'un parcours continu des influx, du nerf au télencéphale.

Telles quelles, nos données expérimentales sont donc incomplètes pour déterminer quelle est en fin de compte la voie responsable de l'onde tardive de la réponse télencéphalique ; par contre, elles permettent d'affirmer que tout au moins les éléments les plus précoces de cette réponse sont dus à une voie indépendante des toits optiques ; il restait à savoir quelle était l'importance respective de ces deux modalités de passage des influx vers le télencéphale.

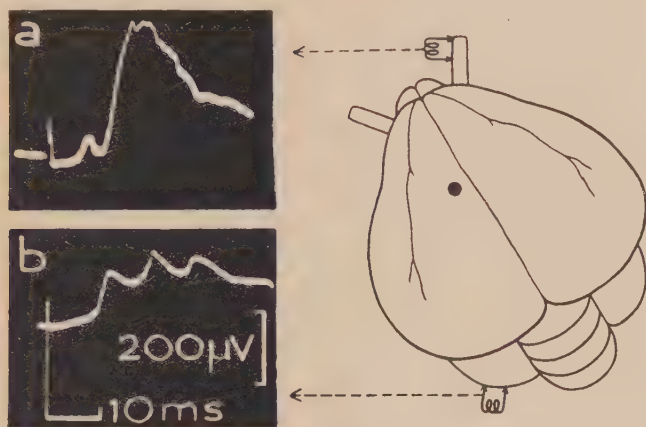


FIGURE 17 — Réponses d'un même point du télencéphale à des stimuli d'origines différentes

a : réponse à la stimulation électrique du nerf optique contralatéral ;

b : réponse à la stimulation électrique du toit optique ipsilatéral.

Stimulations combinées :

Le problème était en somme le suivant : deux voies d'origines différentes, l'une venant du toit optique, l'autre du noyau genouillé, se terminant dans la même région du télencéphale, on pouvait se demander si ces deux voies étaient totalement distinctes, même en ce qui concerne leurs territoires d'aboutissement, ou bien si elles avaient, au contraire, une portion commune.

Or on sait que l'on peut obtenir, dans un tel cas, des résultats suggestifs en combinant les stimulations des deux voies (cf. p. 49).

Il semblait donc intéressant d'associer une stimulation du nerf optique et une stimulation d'un toit et de chercher si la réponse à l'un quelconque des deux stimuli était modifiée lorsque l'autre le précédait et conditionnait le système.

Malheureusement le problème apparaissait plus complexe, car la stimulation du nerf met en jeu non seulement le striatum, mais aussi massivement, le toit. Il se produit donc, vraisemblablement déjà au niveau du toit, des phénomènes parasites d'occlusion qui se répercutent au niveau terminal télencéphalique.

Dans ces conditions, les conclusions à tirer de telles expériences devaient être extrêmement délicates. En fait, les résultats expérimentaux sont apparus ininterprétables : nous avons obtenu, au cours des mêmes séries de combinaisons, des phénomènes très fluctuants, allant de l'occlusion nette à un véritable « échappement » de la seconde réponse à l'action du premier stimulus. De telles expériences n'auraient une portée intéressante que si nous pouvions désafférenter le toit que nous voulons stimuler, de ses fibres optiques ; il faudrait pour cela pratiquer une section de la bandelette avant son raccordement au toit optique ; or la morphologie des vaisseaux crâniens des Oiseaux, et surtout la proximité du noyau genouillé latéral, qu'il convient de laisser intact, rendent une telle technique très hasardeuse, et nous ne l'avons pas tentée.

b) STRYCHNINISATION DU TOIT OPTIQUE

Nous avons vu que, d'après les données anatomiques, il existait deux systèmes reliant les toits optiques au striatum : un faisceau direct peu important numériquement, et une voie polysynaptique avec relais au niveau du thalamus. Il était intéressant de chercher à savoir lequel de ces deux systèmes était mis en jeu lors de la stimulation du toit optique.

Dans ce but, nous avons eu recours ici encore à une méthode basée sur la strychninisation locale, celle de la « neuronographie » expérimentale. On sait en effet (DUSSEY DE BARENNE, 1938) que l'application ménagée d'une solution de sulfate de strychnine à des concentrations moyennes (5 % - 1 %) à la surface d'un territoire nerveux central, détermine l'activation paroxystique des neurones de ce territoire, se traduisant électriquement par des « pointes strychniques ». Ces activités caractéristiques sont identifiables sur tout le trajet des neurones sensibilisés, mais jamais au delà, en ce sens qu'elles ne franchissent pas les synapses. Ainsi l'apparition de ces pointes dans un territoire déterminé, à distance de celui qui a été traité par l'alcaloïde, permet de conclure à une liaison des deux territoires par un système direct, sans synapse intercalée.

De telles expériences, effectuées ici, ne parlent pas en faveur d'une mise en jeu de la voie directe tectostriatale. En effet, l'application strictement locale, à la surface d'un toit optique, de solutions de strychnine (5 % - 1 %), qui donc entraîne l'apparition, sur cette structure, de « pointes strychniques », n'a jamais fait apparaître ces activités caractéristiques sur les tracés dérivés au niveau du télencéphale.

Ce n'est que lorsque les applications sont répétées trop longtemps, avec des solutions de forte concentration, allant jusqu'à la saturation, que nous notons des modifications des tracés télencéphaliques ; mais il s'agit alors de véritables crises strychniques intéressant tous les territoires, dont ceux qui ne donnent jamais de réponses à la stimulation visuelle. On ne peut évidemment plus alors parler de strychninisation locale.

Le fait que l'excitation strychnique du toit optique ne soit pas transmise au télencéphale montre ainsi que les voies mises en jeu dans les expériences précédentes de stimulation électrique de ce toit comportent une ou plusieurs synapses intercalées. Ce résultat semble en accord avec les données anatomiques, selon lesquelles les liaisons tectostriatales sont essentiellement des voies relayées au niveau du thalamus, c'est-à-dire non directes.

En somme, ce premier groupe d'expériences nous avait suggéré que l'activité télencéphalique visuelle est transmise, pour une part au moins, par un système de fibres indépendant des toits optiques ; il ne peut s'agir sans doute que de la voie passant par le noyau genouillé latéral du thalamus. Cependant, avec ces seuls résultats, nous ne pouvions dire si une partie de cette activité n'était pas due à la mise en jeu d'un second système, nécessairement multisynaptique, qui comporterait en particulier un premier relais au niveau des toits optiques. La solution de cette question devait être apportée par un second groupe de résultats, basés sur des expériences d'ablation d'un, puis des deux toits optiques, et permettant ainsi d'apprécier quelle pouvait être la part de ces centres mésencéphaliques dans l'apparition des réponses du télencéphale à la stimulation visuelle périphérique.

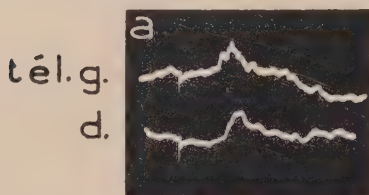
2) MAINTIEN DE L'ACTIVITE VISUELLE TELEENCEPHALIQUE APRES ABLATION DES TOITS OPTIQUES

a) ABLATION D'UN TOIT OPTIQUE

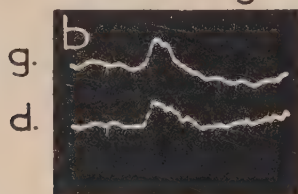
Le premier groupe de résultats se rapporte à des expériences au cours desquelles nous avons pratiqué, sur 7 pigeons, l'ablation d'un seul lobe optique (nous avons décrit plus haut notre technique opératoire).

Après l'ablation, dans tous les cas, nous avons pu aisément retrouver les réponses télencéphaliques à la stimulation du nerf optique contralatéral au toit enlevé, que nous avions repérées, en des points précis, avant l'intervention ; ces réponses avaient conservé leurs caractéristiques antérieures, et ceci sur les deux hémisphères (fig. 18, b).

normal



ablation lobe g



ablation lobe d

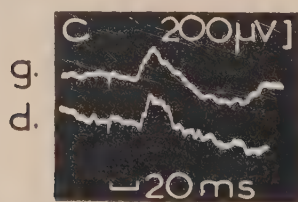


FIG. 18 — Persistance des réponses de deux points symétriques du télencéphale à la stimulation lumineuse de l'œil droit, après ablation des toits optiques

a : réponses bilatérales de l'animal normal ;

b : réponses des mêmes points une heure après l'ablation d'un toit ;

c : réponses des mêmes points une heure après l'ablation du second toit.

Cependant, 4 des pigeons opérés ont présenté un affaiblissement général des tracés, visible également sur d'autres structures, par exemple le toit resté en place ; nous avons attribué au choc traumatique cette baisse de l'activité ; effectivement, au bout de 45 minutes au maximum, les réponses avaient retrouvé leur allure préopératoire ; et même, chez les trois autres pigeons, ce temps de récupération s'est révélé très bref, puisque des réponses quasi normales ont pu être recueillies quelques minutes après l'ablation du toit.

Bien que ces expériences apparaissent assez significatives, on pouvait cependant se demander jusqu'à quel point l'autre toit, jouant le rôle de toit ipsilatéral lors des stimulations utilisées, ne suffisait pas

à remplacer le toit contralatéral détruit. L'on sait, en effet, que ce toit ipsilatéral est mis en jeu par la stimulation du nerf, et qu'il est relié au striatum des deux côtés (les voies gagnant le télencéphale comportant, d'une façon générale, aussi bien des fibres croisées que des fibres directes). En somme, il s'imposait, au moins à titre de contrôle, de supprimer l'ensemble des deux toits optiques.

b) ABLATION DES DEUX TOITS OPTIQUES

Les expériences ont été pratiquées sur 3 pigeons. Pour éviter le choc grave que provoque la double intervention lorsqu'elle est pratiquée en un seul temps, nous avons ménagé un intervalle entre les deux ablations. Très long pour les deux premiers animaux, que nous avons gardés en vie plusieurs semaines après la première intervention, il n'a pas excédé deux heures pour le troisième.

Les trois cas nous ont apporté des résultats similaires, en tous points semblables d'ailleurs à ceux de l'ablation d'un seul toit : après une courte période de dépression généralisée, suivant l'élimination du second toit, et ne dépassant pas, ici non plus, 45 minutes, nous avons observé une récupération complète des réponses télencéphaliques (*fig. 18, c*).

Il ressort de ces deux groupes d'expériences, qu'en l'absence des centres mésencéphaliques, la réponse striatale semble avoir gardé toutes ses composantes : ses caractéristiques de latence, de durée, d'amplitude, enfin de répartition topographique, s'avèrent inchangées. La conclusion qui s'impose donc est que cette activité n'est pas due à une voie visuelle passant par les toits optiques ; sans doute ne peut-il alors s'agir que de la mise en jeu de la voie relayée dans le noyau genouillé latéral du thalamus.

E. — DISCUSSION

Il ressort des expériences précédemment décrites qu'il existe deux centres visuels striataux, symétriques, qui répondent chacun à la stimulation des deux yeux ou des deux nerfs optiques, et ceci même en l'absence des toits optiques.

Nous devons alors nous demander quel était le degré d'indépendance des centres visuels striatal et tectal, et, d'autre part, quelle était la signification fonctionnelle de cette indépendance.

En ce qui concerne la première question, les faits d'expérience semblent tout d'abord contradictoires. En effet, d'une part, nous avons vu que, sur le plan anatomique, les toits optiques sont effectivement reliés au télencéphale, par une voie polysynaptique essentiellement,

et que cette liaison est objectivée, sur le plan électrophysiologique, par les expériences de stimulation des toits. Une telle interrelation suggérerait l'existence probable d'un « contrôle », par le mésencéphale, du niveau d'activité du centre striatal. Or, par ailleurs, on constate que, chez les animaux opérés, l'activité visuelle évoquée, recueillie sur le télencéphale, ne montre aucune modification qui traduirait l'absence d'un tel contrôle mésencéphalique. Nous pensons cependant que ces deux aspects pourraient être conciliés. En effet, il faut bien considérer que les stimulations lumineuses de l'œil, sous forme d'éclairs de lumière blanche, ou les stimulations électriques appliquées directement sur le nerf (avec des résultats absolument analogues), chez un animal éveillé sans doute, mais immobilisé en contention étroite, réalisent des conditions évidemment artificielles. Il était plausible que les incitations ascendantes de natures diverses issues des toits aient une influence sur l'activité du centre striatal, dans les conditions de la vie naturelle, au cours de laquelle les excitations visuelles sont essentiellement polymorphes et variables.

La seconde question était de savoir ce que représentait sur le plan purement fonctionnel la persistance de l'activité électrique du centre visuel striatal après l'ablation des deux lobes optiques.

En effet, nous ne savons pas quelle forme de vision traduisent les phénomènes recueillis tant au niveau du télencéphale qu'à celui du mésencéphale : si les deux centres correspondaient à des modalités visuelles différentes et complémentaires, aucun d'eux ne pourrait être capable de combler le déficit causé par la perte de l'autre.

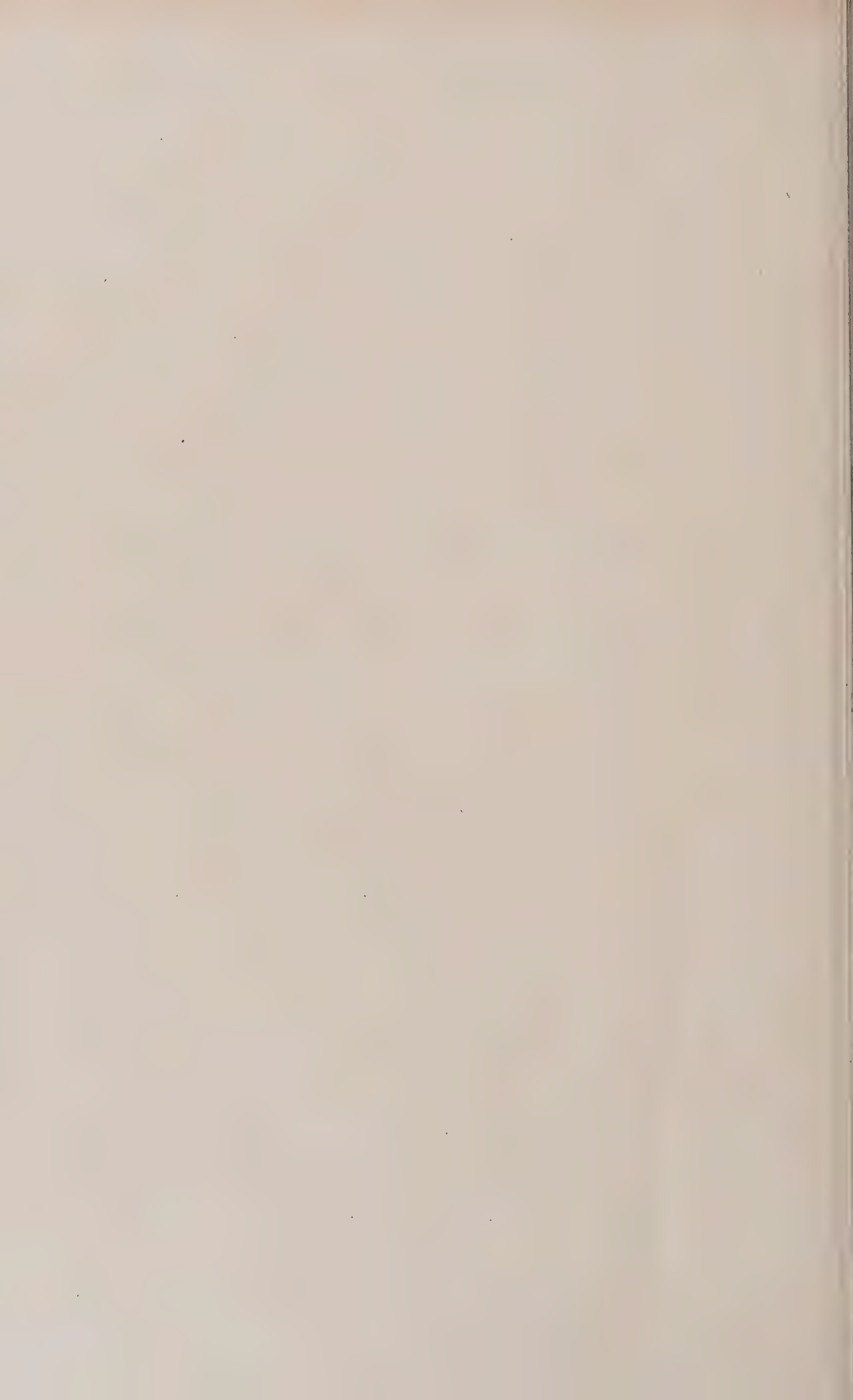
A ce sujet, quelques éléments nous ont été apportés par l'observation d'un pigeon, qui a été gardé en vie plusieurs mois après avoir subi les deux ablations du centre mésencéphalique à deux heures d'intervalle. Au cours de l'intervention, nous avons pu vérifier une fois de plus, après la seconde ablation, que les réponses visuelles télencéphaliques ne montraient aucune modification.

Cet animal présentait, au début, des troubles variés, et en particulier l'incapacité de s'alimenter spontanément, ce qui a été attribué, par maints auteurs, on l'a vu, à une « agnosie visuelle ». Cependant, au bout de trois semaines, il se comportait apparemment comme un oiseau normal et s'est montré capable de trouver sa mangeoire et trier ses graines (cf. THAUER et PETERS, 1938).

Nous ne nous étendrons pas sur l'étude de ce cas, qui sera repris dans un autre travail, mais nous tenons à signaler cette récupération au moins apparente, d'une vision normale, que l'on peut attribuer, nous semble-t-il, à l'activité du centre visuel télencéphalique, activité qui ne paraît pas avoir été modifiée par la suppression des toits optiques.

TROISIÈME PARTIE

L'ACTIVITÉ DU CERVELET
SUSCITÉE PAR LA STIMULATION
DE LA VOIE VISUELLE



RAPPEL ANATOMIQUE

Un rappel sommaire de la morphologie du cervelet, de la structure fine de son écorce et de ses connexions afférentes et efférentes permettra de mieux situer notre étude électrophysiologique de la réponse visuelle de ce centre.

A. — MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU CERVELET

Le cervelet des Oiseaux est essentiellement constitué par le « corps du cervelet », homologue du vermis mammalien ; de part et d'autre de sa base, une petite éminence conique, l'auricule, serait le précurseur des hémisphères latéraux. Formé de folia serrés les uns contre les autres, ce corps du cervelet est replié en arceau de telle sorte que la base du folium le plus antérieur touche presque celle du folium le plus postérieur (*fig. 19*). Dix folia successifs sont repérables chez la plupart des espèces courantes, les variations spécifiques résidant dans la forme générale plus ou moins arrondie, et affectant les subdivisions que l'on peut établir à l'intérieur des folia (LARSELL, 1948 ; LARSELL et WHITLOCK, 1952). Ceux-ci sont désignés soit par leur numéro d'ordre (I à X d'avant en arrière), soit par le nom de leur homologue mammalien :

- folium I ou *lingula*, qui se continue en avant par la valvule de Vieussens (*anterior medullary velum*) ;
- folia II et III, dont l'ensemble constitue le *lobulus centralis* ;
- folia IV et V, dont l'ensemble forme le *culmen*, V est divisé par un sillon secondaire peu profond en Va et Vb ;
- folium VI ou *déclive*, séparé de V par la *fissura prima*, sillon très profond. Il est divisé en VIa, VIb, VIc ;
- folium VII ou *folium tuber* ;
- folium VIII ou *pyramis* ;
- folium IX ou *uvula*, divisé en IXa, IXb, IXc ;

— folium X ou *nodulus*, séparé de IX par la fissure postérolatérale. Il se continue en arrière par la valvule de Tarin (*posterior medullary velum*).

Signalons l'existence du ventricule du cervelet, expansion du IV^e ventricule, assez exigü.

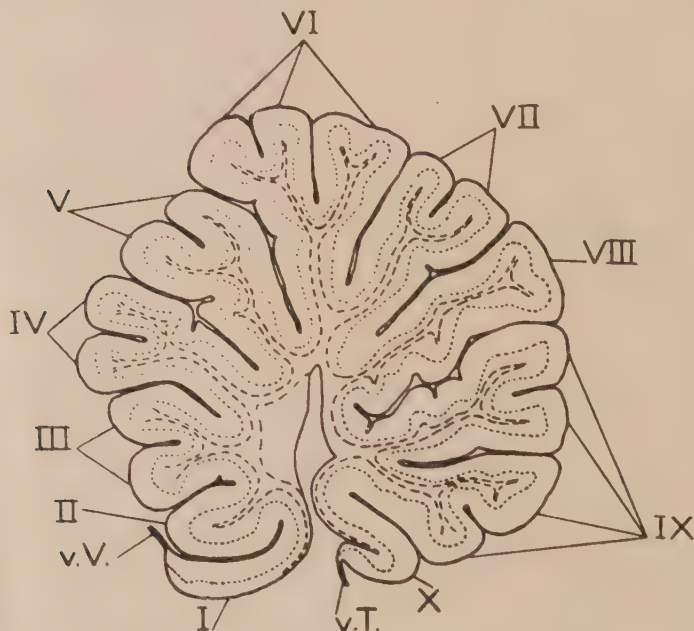


FIGURE 19 — Coupe saggittale médiane du cervelet du Pigeon

v.V. : valvule de Vieussens ;

v.T. : valvule de Tarin.

Les chiffres romains désignent les folia.

(d'après LARSELL et WHITLOCK, 1952)

B. — CYTOARCHITECTONIE DU CORTEX CÉRÉBELLEUX

Le cortex cérébelleux, disposé sur toute la surface des folia, en épouse tous les replis. Ce cortex comprend (CAJAL, 1911) deux couches : la couche plexiforme superficielle, et la couche granulaire, profonde, ces deux couches étant séparées par celle des corps des grosses cellules de Purkinje (*fig. 20*).

Les cellules, de très loin les plus nombreuses, de la couche profonde, les grains, sont très petites ($5 \text{ à } 9 \mu$), en semis extrêmement dense. Leurs axones se dirigent vers la périphérie, dans la couche plexiforme, où ils se divisent en T, donnant des prolongements parallèles à la surface, qui semblent, sur certaines coupes, remplir littéralement cette couche plexiforme. Mais les énormes arborisations

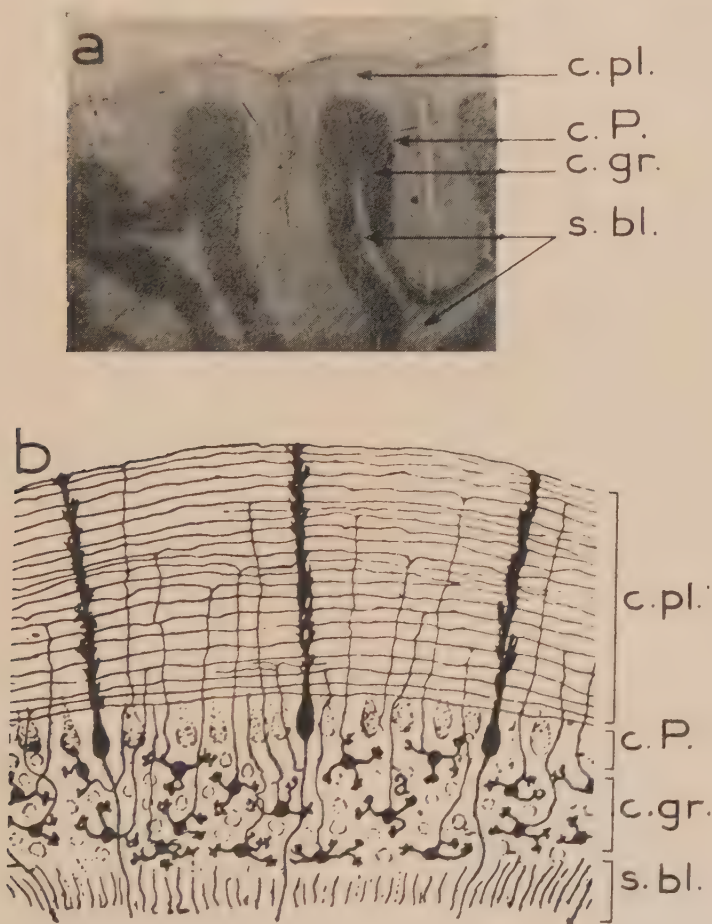


FIGURE 20 — Coupes longitudinales du cortex cérébelleux

a : microphoto ($\times 20$ env.), cervelet de Pigeon ;

b : coupe schématique (d'après CAJAL, 1911).

c.pl. : couche plexiforme ; — *c.P.* : couche des somas purkinjiens ;
— *c.gr.* : couche des grains ; — *s.bl.* : substance blanche.

dendritiques des cellules de Purkinje montent également dans cette couche plexiforme, s'orientent très systématiquement en espaliers, de telle sorte que la direction des plans des espaliers est perpendiculaire à celle des longues fibres provenant des axones des grains : sur une coupe où l'on peut suivre longitudinalement ces fibres longues, les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje se présentent de champ, aplaties, et l'on voit que de très nombreuses cellules de Purkinje paraissent ainsi en connexion par leurs dendrites avec chaque fibre axonique provenant d'un grain.

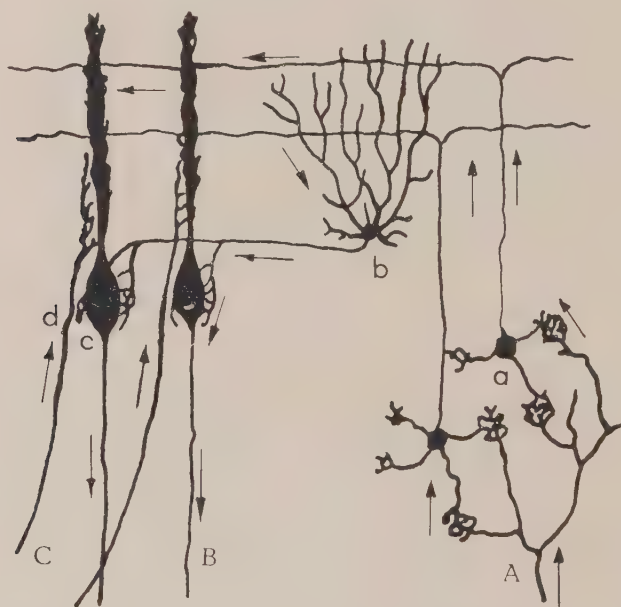


FIGURE 21 — Schéma montrant les deux types de terminaisons des fibres afférentes du cervelet

A : fibre mousseuse ; — B : axone d'une cellule de Purkinje ; — C : fibre grimpante.

a : grain ; — b : cellule à corbeilles ; — c : cellule de Purkinje.

(d'après CAJAL, 1911)

Il existe d'autres types de cellules cérébelleuses, moins nombreuses. Parmi celles-ci, les plus caractéristiques sont les cellules à corbeilles, dont les péricaryones, de petites dimensions, sont situés dans le tiers profond de la couche plexiforme ; ils envoient leurs ramures dendritiques dans cette couche d'une façon assez analogue à celle des cel-

lules de Purkinje, de telle sorte que les rangées d'espaliers provenant de l'un et l'autre types se succèdent alternativement. L'axone des cellules à corbeilles longe la rangée des corps des cellules de Purkinje en émettant de nombreuses petites collatérales descendantes courtes qui viennent former une sorte de nid à toute une série de somas purkinjiens.

Le cortex cérébelleux est doublé en profondeur par une assez mince couche de substance blanche, qui est formée par les fibres des tractus afférents d'une part, et les fibres efférentes d'autre part, c'est-à-dire par les axones des cellules de Purkinje.

Les fibres afférentes se présentent classiquement sous deux types : fibres grimpantes et fibres moussues (*fig. 21*). Tandis que les fibres grimpantes montent tout droit vers les cellules de Purkinje, leurs ramifications axoniques allant suivre et embrasser étroitement dans tous leurs détails les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje, les terminaisons des fibres moussues s'effectuent dans la couche granulaire elle-même, au contact des dendrites des grains.

Compte tenu de la présence des grains et des cellules à corbeilles, il existe plusieurs trajets possibles de l'influx montant par une fibre moussue ou grimpante, pour finalement solliciter les éléments efférents, c'est-à-dire les cellules de Purkinje. Notons que dans ce schéma synaptologique, il n'a pas été possible de décider jusqu'à présent si les terminaisons appartenant à l'un et l'autre types correspondaient à des fibres d'origines différentes, ou si chaque tractus afférent possédait les deux genres de terminaisons.

C. — NOYAUX ET VOIES

Les données qui suivent sont généralement tirées de KAPPERS, HUBER et CROSBY (1936).

D'une manière générale, les fibres afférentes montent dans la substance blanche et gagnent directement le cortex, alors que les fibres corticales efférentes ont toutes un relais dans les noyaux de la base du cervelet.

a) VOIES AFFÉRENTES

On leur reconnaît les mêmes grandes origines que pour le cervelet des Mammaliens, à savoir :

1° *La moelle et les noyaux bulbaires :*

Avec les tractus spinocérébelleux, trigéminocérébelleux, vestibulo-cérébelleux et olivocérébelleux.

2° *Le mésencéphale :*

Avec la voie tectocérébelleuse, qui prend son origine au niveau des couches profondes du toit optique. Ses fibres, après un entrecroisement partiel, montent dans la substance blanche du cervelet, et se terminent dans le cortex, au niveau des folia VI, VII, VIII et peut-être IX.

3° *Autres origines :*

- noyaux du pont (rudimentaires). Les fibres qui en partent gagnent les régions latérales des folia VI, VII, VIII et le cortex non folié (BRODAL, KRISTIANSEN et JANSEN, 1950). Notons que les seules afférences connues de ces noyaux pontiques seraient d'origine tectale.
- striatum. Mais on n'est pas sûr qu'il ne s'agisse pas en réalité d'un tractus efférent, cérébellostriatal.

En somme, le cervelet des Oiseaux est susceptible de recevoir, plus ou moins directement, des sollicitations correspondant aux divers modes de sensibilité, car, outre les afférences somesthésiques et vestibulaires, celles venant du toit optique émanent d'un centre qui, lui-même, reçoit des afférences diverses, mais avant tout visuelles et acoustiques.

b) NOYAUX

A la base du cervelet, à peu de distance des noyaux vestibulaires, existe une masse nucléaire paire dans laquelle on peut distinguer, de chaque côté, des groupements médians, dont le principal est le noyau du toit, et un groupement latéral homologue du noyau denté mammalien.

c) VOIES EFFÉRENTES

Les seuls axones qui quittent le cortex cérébelleux sont ceux des cellules de Purkinje. Ils aboutissent tous aux noyaux profonds, à l'exception peut-être (SHIMAZONO, 1912) d'un faible contingent qui gagnerait directement le bulbe. Les fibres issues des noyaux constituent à leur tour les tractus efférents :

1° *Tractus cérébellospinal :*

Partant des noyaux médians, et se dirigeant vers la moelle, où l'on peut les suivre, dans les cordons latéraux, jusque dans la région lombaire.

2° *Système cérébelleux moteur :*

Constitué des fibres allant :

- du noyau du toit vers les noyaux vestibulaires ;
- du noyau latéral vers la bandelette longitudinale postérieure ;
- de l'ensemble des noyaux vers les noyaux de la sixième paire crânienne, et vers les noyaux moteurs du trijumeau.

3° *Tractus cérébellotegmental :*

Formé d'axones issus du noyau latéral (noyau dentelé) et qui gagnent le noyau rouge, très développé, rappelons ce point, chez les Oiseaux.

ÉTUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE

A. — RÉPONSES CÉRÉBELLEUSES SUPERFICIELLES A LA STIMULATION VISUELLE PÉRIPHÉRIQUE

La stimulation du nerf optique, ou de l'œil par la lumière évoque sur le cervelet des réponses électriques que l'on peut recueillir, indifféremment, contra et ipsilatéralement, sur toute la surface dorsale accessible de la structure mise à nu par ablation de la voûte osseuse (folia VII et VIII), ainsi que sur le folium VI après ablation ou écartement du pôle occipital du télencéphale, qui vient le recouvrir (voir *Techniques*, p. 17). Nous n'avons pu chercher de réponses plus en arrière, ou très latéralement, pour des raisons techniques : la dissection est en effet extrêmement gênée chez le Pigeon, par la présence de carrefours veineux très fragiles.

De telles réponses cérébelleuses à la stimulation visuelle ont été antérieurement observées sur différentes espèces d'oiseaux, par WHITLOCK (1952) qui, d'autre part, leur reconnaît la même répartition sur les folia VI, VII et VIII.

Cette réponse cérébelleuse ainsi recueillie en surface lors de la stimulation du nerf optique contralatéral est une activité complexe (fig. 22, a, b, d) qui comporte :

- 1° Une ou plusieurs oscillations brèves, très peu amples, à courte latence (10 ms). Ces éléments sont parfois difficilement visibles.
- 2° Une onde positive plus ample (ordre de 75 μ V), dont la caractéristique est sa très grande latence, d'ailleurs variable (40 à 60 ms).

Enfin, entre les oscillations brèves et l'onde tardive se situe, parfois, une variation peu ample et très lente.

Cette réponse à une stimulation visuelle unilatérale, qui se détache de l'activité spontanée, rapide et peu ample, caractéristique du cer-

velet, peut être recueillie indifféremment en tous les points de la surface dorsale accessible des folia VI, VII et VIII des deux côtés, sans qu'on puisse distinguer ni de régions préférentielles, ni d'allures particulières selon les zones explorées.

B. — MISE EN ÉVIDENCE DE LA VOIE TECTOCÉRÉBELLEUSE

Connaissant l'existence d'un tractus tectocérébelleux dont les fibres, directes et croisées, aboutissent précisément au cortex des folia VI, VII et VIII (cf. p. 90), on pouvait supposer que les influx optiques gagnaient en fait le cervelet après relais dans le toit optique ; nous avons voulu soumettre cette hypothèse à l'analyse expérimentale, et deux séries d'expériences sont ainsi venues l'étayer.

1) REPONSES DE LA SURFACE CÉRÉBELLEUSE A LA STIMULATION DIRECTE DU TOIT OPTIQUE

La stimulation du toit optique pratiquée au moyen de deux électrodes disposées à sa surface (voir *Techniques*, p. 21) évoque sur le cervelet des réponses dont l'allure et la répartition sont curieusement semblables à celles obtenues par stimulation périphérique ; la latence de l'onde tardive, élément principal, on l'a vu, du potentiel évoqué, est légèrement raccourcie (*fig. 22, c*).

Deux conclusions sont à tirer de cette expérience : d'une part il semble dès lors tout à fait logique d'admettre que le toit optique sert de relais à la voie rétine-cervelet, puisque sa mise en jeu à l'étape intermédiaire mésentéphalique est aussi efficace que la stimulation périphérique ; d'autre part, il est certain que le décalage de latence de l'onde principale entre la stimulation périphérique et la stimulation tectale est dû au trajet œil-toit optique ; toutefois, la petitesse de ce décalage, fait frappant et inattendu, oblige à attribuer à la voie secondaire toit optique-cervelet, l'origine de la longue latence du phénomène cérébelleux principal.

On n'a pas à s'étonner, d'autre part, de recueillir à la stimulation visuelle unilatérale des réponses cérébelleuses aussi bien ipsilatéralement que contralatéralement. Nous avons en effet vu que la stimulation d'un œil active l'un et l'autre toits, et savons d'autre part que le tractus tectocérébelleux, issu de chaque toit, est composé de fibres directes et de fibres croisées.

2) DERIVATIONS SUR LE TRAJET TECTOCEREBELLEUX

Il est assez aisé de dériver des activités au niveau des fibres tectocérébelleuses dans la substance blanche du cervelet, avant leur terminaison dans son écorce. Nous avons réalisé ces expériences au moyen d'électrodes métalliques enfoncées profondément dans la structure, perpendiculairement à la surface dorsale (voir *Techniques*, p. 19). Il est évident qu'une telle dérivation ne peut espérer être très sélective : dans ces régions de la substance blanche, il passe en effet d'autres fibres que celles appartenant à la voie tectocérébelleuse. Tou-

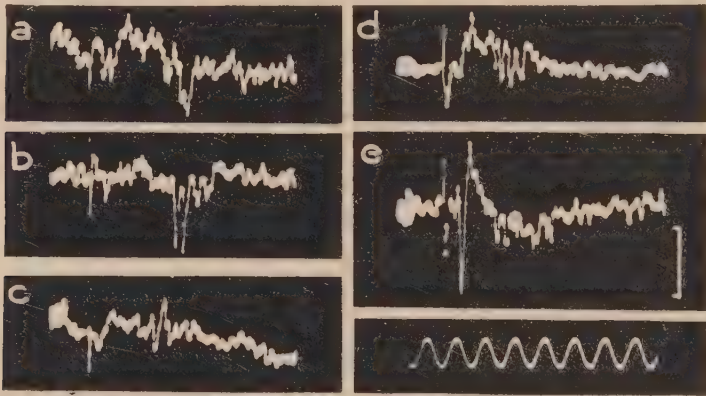


FIGURE 22 - Réponses du cervelet à diverses stimulations électriques

- a, b, d : réponses de la surface dorsale, en des points voisins, à la stimulation électrique du nerf optique contralatéral, montrant la variabilité de la latence de l'élément tardif.
- c : réponse superficielle de la même région à la stimulation électrique du toit optique ipsilatéral.
- e : réponse de la substance blanche profonde du cervelet à la stimulation du nerf optique contralatéral.

Le trait d'amplitude correspond à une variation de $100\mu\text{V}$. Temps : 50 c/sec.

tefois, le fait de dériver en ces points des réponses à la stimulation du toit optique nous permet de dire que l'électrode est bien placée sur le trajet tectocérébelleux. Or, dans ces conditions, la réponse à la stimulation du nerf optique apparaît (*fig. 22, e*) comme un phénomène rapide, diphasique ou essentiellement positif, et dont la latence est, cette fois, de l'ordre de 10 ms, c'est-à-dire qu'il est contemporain

du premier élément de la réponse visuelle, décrite ci-dessus, recueillie à la surface cérébelleuse ; alors que la composante tardive superficielle se trouve, dans les mêmes conditions, très atténuée ou même inexistante. Il semble bien, dès lors, que ce premier élément de la réponse de surface ne soit autre que l'activité des fibres afférentes tectocérébelleuses, recueillie à distance et affaiblie en conséquence. Par contre, le second élément, dominant en surface, et s'effaçant en dérivation profonde, ne pouvait nécessairement avoir comme substrat que des neurones du cortex cérébelleux, dont il nous restait à déterminer la nature exacte. Tel est l'objet des expériences dont la relation va suivre.

C. — EXPLORATION FINE DU CORTEX CÉRÉBELLEUX PAR MICROÉLECTRODES

Dans cette troisième série d'observations, destinée, ainsi qu'il vient d'être dit, à préciser l'origine exacte de la composante neuro-nique tardive du potentiel évoqué cérébelleux, nous avons appliqué à ce cas particulier la méthode d'exploration par microélectrodes, technique mise au point depuis un certain temps, et plus récemment appliquée aux centres nerveux supérieurs, dont la moelle (BROCK, COOMBS et ECCLES, 1952) et le cortex cérébral (ALBE-FESSARD et BUSER, 1953) en particulier.

1) TECHNIQUE

On en connaît le principe : des microélectrodes de verre, dont l'extrême pointe mesure moins de $1\ \mu$, remplies de KCl et par conséquent conductrices, servent d'électrodes exploratrices et sont enfoncées, palier par palier, à l'aide d'un micromanipulateur, dans le centre nerveux. Grâce à leur finesse, ces électrodes sont susceptibles de pénétrer dans les péricaryones neuroniques qu'elles rencontreront sur leur trajet, sans les détruire instantanément. De telles pénétrations, impliquant la traversée d'une membrane polarisée, celle du péricaryone, modifieront pour le temps de séjour intracellulaire de la micro-électrode, son niveau de potentiel par rapport à la référence ; il suffira donc de placer en parallèle sur la chaîne amplificatrice habituelle à liaison alternative, une seconde chaîne, à plus faible gain, mais à liaison continue, destinée à renseigner sur le potentiel « permanent » de l'électrode : elle signalera, par une déviation négative brusque de ce potentiel, l'instant où la pointe aura pénétré dans un péricaryone cellulaire. En appliquant au cervelet cette technique particulière, nous ne devons pas être en mesure, théoriquement, de

pénétrer dans n'importe lequel des types cellulaires du cortex. En fait, nous fondant sur les opinions antérieurement émises à propos de telles expériences sur divers centres, nous avons admis que seules des cellules d'au moins 20 à 30 μ de diamètre seraient susceptibles de supporter, sans dommage immédiat, la pénétration de la microélectrode. Ces pénétrations se faisant d'autre part au hasard, le plus grand nombre de pénétrations devrait nécessairement intéresser ceux des éléments de grande taille dont le nombre dominerait largement. En somme, seules les cellules de Purkinje allaient pouvoir répondre à ces critères ; ce sont ces éléments dont nous allions, par la méthode particulière, pouvoir préciser la participation à la réponse évoquée cérébelleuse.

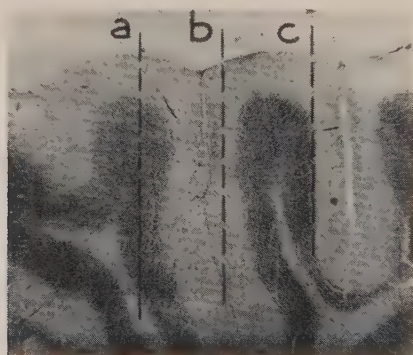


FIGURE 23 — Microphoto de l'écorce cérébelleuse schématisant les 3 types de trajets possibles des microélectrodes qui l'explorent

- a : traverse successivement les 3 couches du cortex ;
- b : demeure dans la substance blanche ;
- c : longe les somas des cellules de Purkinje.

Les électrodes ont été enfoncées perpendiculairement à la surface dorsale. Les folia étant repliés et serrés les uns contre les autres, la disposition des structures rencontrées par la pointe de l'électrode peut varier beaucoup d'une exploration à l'autre. En effet (*fig. 23*), dans la pénétration du *type a*, l'électrode traverse perpendiculairement les trois couches du cortex ; dans la pénétration du *type b*, elle demeure tout le temps dans la couche plexiforme ; dans la pénétration du *type c*, enfin, son trajet longe constamment la couche des cellules de Purkinje. Il est pratiquement impossible de savoir d'avance quel sera le type du trajet, d'autant plus que la disposition plicaturée du cortex cérébelleux varie d'un animal à l'autre.

2) PHENOMENES OBSERVES LORS DE LA PENETRATION D'UNE CELLULE DE PURKINJE

L'instant où la pointe de l'électrode aborde le péricaryone est marqué par deux événements : d'une part il se produit une déviation négative brusque du potentiel permanent, pouvant atteindre 60 mV (valeur approchée de la polarisation membranaire); d'autre part, sou-

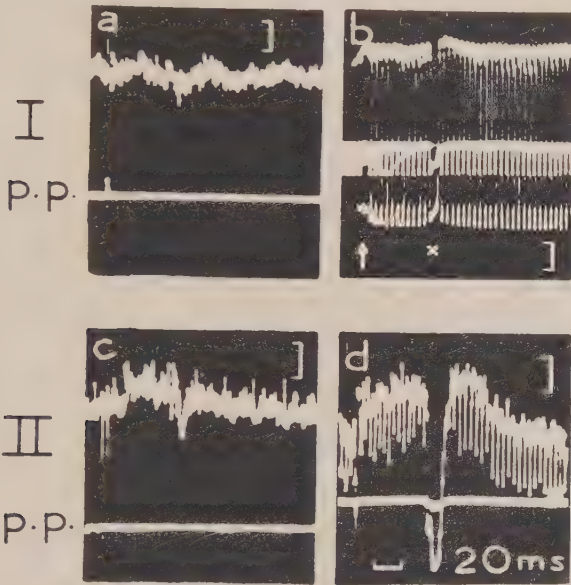


FIGURE 24 — Deux exemples de pénétrations intracellulaires au niveau des cellules de Purkinje

a et c : tracés recueillis immédiatement avant la pénétration.

b et d : tracés recueillis lorsque la pointe de la microélectrode vient de pénétrer à l'intérieur du soma purkinjien.

Sur toutes les images, le tracé inférieur représente la valeur du potentiel permanent (p.p.). Sa variation est de 20 mV lors de chacune des deux pénétrations.

Les traits d'amplitude, valables pour les tracés supérieurs, représentent une variation de 100 μ V pour les images a, c, d et de 800 μ V pour l'image b.

vent mais non toujours, il apparaît des décharges de pointes positives très brèves à grande fréquence (300/s), dont l'amplitude atteint plusieurs mV (fig. 24). Le séjour intracellulaire peut durer plusieurs

secondes, au bout desquelles, par suite sans doute de la destruction de la cellule, le potentiel permanent baisse progressivement ou brutalement, pour revenir à sa valeur initiale d'avant la pénétration. A ce moment, tous les phénomènes particuliers à la dérivation intracellulaire disparaissent, pour faire place à nouveau aux phénomènes tels qu'ils sont recueillis à l'extérieur des cellules. La brève durée de ces dérivations intracellulaires est due, pensons-nous, soit à un très léger mouvement de l'électrode ou du cortex, qui a fait sortir l'électrode de la cellule, soit au fait que cette cellule, lésée mécaniquement, se détruit progressivement et n'existe bientôt plus en tant que soma neuronal.

Dès que l'électrode a pénétré à l'intérieur d'un péricaryone purkinjien, nous assistons à une profonde modification de la réponse évoquée par la stimulation visuelle. Ses phases précoces ont disparu ; par contre, l'onde tardive est devenue une importante variation positive, pratiquement monophasique, de 10 à 15 ms de durée et pouvant atteindre 5 mV d'amplitude (*fig. 24*). Si d'autre part — ce qui est le cas le plus fréquent — des décharges spontanées brèves sont enregistrées dans la cellule pénétrée, ces décharges sont stoppées pendant la durée de l'onde positive pour reprendre ensuite. Nous n'avons pas vu d'exception à ce fait.

Il semble que nous puissions sans hésiter conclure de ces observations que l'onde tardive positive dont nous cherchions la signification représente la réponse propre des cellules de Purkinje ; la similitude entre cet élément tel que nous pouvons le recueillir à l'extérieur des cellules (en surface ou à l'intérieur des couches corticales), et le grand phénomène intracellulaire, paraît évidente : la quasi-identité de durée, et surtout l'identité de latence ne peuvent laisser aucun doute quant à une telle assimilation des deux phénomènes l'un à l'autre.

D. — DISCUSSION

Les faits exposés dans cette troisième partie nous mettent en présence de l'élaboration d'un réflexe cérébelleux à point de départ visuel : nous pensons démontrer en effet que les influx optiques mettent en jeu, d'abord le toit optique, puis, par son intermédiaire, une partie du cortex cérébelleux.

L'activation du cervelet, telle que nous la décrivons, a toutes chances de s'effectuer par le chemin du tractus tectocérébelleux. Certes, il existe bien une voie parallèle possédant un relais de plus, la voie tectopontocérébelleuse (voir p. 90), dont nous savons que les

fibres aboutissent dans des régions très latérales qu'il ne nous a pas été possible d'atteindre. Quoique l'importance des deux voies soit très inégale — le tractus tectocérébelleux étant un assez gros faisceau, alors que les voies pontocérébelleuses, longtemps ignorées des anatomistes, sont très peu développées — la participation de ces dernières ne peut être actuellement exclue. Toutefois, même si ces afférences indirectes jouent un rôle dans les réponses que nous avons recueillies, ces deux systèmes ne se distinguent pas, dans nos conditions de travail, car, lorsque nous avons cherché à dériver les réponses en profondeur, au niveau des tractus afférents, les activités recueillies se sont montrées tout à fait univoques.

Nous parlons d'un réflexe, du fait que la réponse recueillie dans le soma même des cellules de Purkinje doit être considérée comme une activité efférente. Mais nous ne connaissons pas les effecteurs des influx de départ. On ignore en effet dans quel noyau du cervelet se terminent les axones quittant les folia activés, et s'il existe une correspondance spécifique entre les afférences visuelles arrivant au cortex cérébelleux et les efférences au départ des noyaux du cervelet : si, par exemple, la stimulation visuelle met en jeu électivement les voies cérébellofuges vers la bandelette longitudinale postérieure et les noyaux oculomoteurs, ou si elle active au contraire l'ensemble des régulations motrices du cervelet. Au cours de nos expériences, nous n'avons en tout cas jamais observé de mouvements de l'animal en rapport avec la stimulation. Il est vrai que nous n'avons pas cherché à pousser la recherche dans ce domaine, jugeant les conditions d'observation peu favorables (préparation aiguë éveillée, contention assez sévère). Le fait intéressant nous semble être la mise en évidence, au niveau du cervelet, d'une activité efférente qui se manifeste coup pour coup à chaque éclair ou à chaque choc électrique sur le nerf optique.

Rappelons que les régions activées par la stimulation visuelle répondent également à la stimulation auditive (WHITLOCK, 1952). Il serait intéressant de savoir s'il existe dans le cortex cérébelleux deux régions de projection se recouvrant ou une région de convergence des deux systèmes distincts de fibres afférentes, provenant l'un et l'autre d'ailleurs du toit optique, puisque l'on sait que ce dernier reçoit également des sollicitations acoustiques.

Peut-être aussi les folia VI, VII, VIII du cervelet sont-ils une région de projection non tant pour les voies visuelles et acoustiques séparées que pour les afférences tectales, dont l'élaboration finale est en rapport principalement avec ces deux modes de sensibilité.

Un dernier point nécessite enfin d'être signalé, qui, sans concerner directement notre démonstration, illustre de façon frappante la com-

plexité des mécanismes intra-centraux tels qu'ils se déroulent au niveau du cortex cérébelleux, et sans doute, par une extrapolation, au niveau du cortex cérébral mammalien : il s'écoule, on l'a vu, un minimum de 30 ms entre le passage de la volée afférente dans le tractus tectocérébelleux, c'est-à-dire, à 1 ms près, entre son arrivée au niveau du cortex, et la mise en jeu des éléments efférents purkinjiens. Ni les valeurs habituelles des vitesses de conduction « périphérique », ni celles obtenues, classiquement, pour les délais synaptiques centraux ne nous semblent pouvoir fournir de valeurs justifiant un tel temps perdu : l'explication la plus plausible serait d'admettre alors l'existence de vitesses de conduction intracentrales très faibles. Ce résultat, d'ordre microphysiologique, s'accorde d'ailleurs avec un certain nombre de données récentes (LORENTE DE NÔ, 1947 ; BREMER et STOUPEL, 1956).

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'ensemble de cette étude apporte, sur la distribution des fibres optiques et de leurs projections dans l'encéphale du Pigeon, un certain nombre de données nouvelles, qui nous conduisent à aborder divers problèmes d'ordre fonctionnel que nous examinerons brièvement en guise de conclusion.

En premier lieu, on pouvait s'interroger sur la signification, pour les mécanismes de la vision, des fibres rétinotectales non croisées.

On était tout d'abord tenté d'admettre, sur la base d'une analogie avec les processus en jeu chez les Mammifères, que ce contingent direct était affecté à la vision stéréoscopique.

En effet, bien que chez le Pigeon les axes optiques divergent, les champs visuels des deux yeux chevauchent légèrement, dans leur portion nasale (ROCHON-DUVIGNEAUD, 1943), en sorte qu'il existe un secteur de vision binoculaire, d'ailleurs très restreint puisqu'il correspond à un angle de 30° seulement (*fig. 25*). Or, l'on rencontre une disposition analogue chez certains Mammifères, à vision dite semi-panoramique, tels que la Souris, le Cobaye, la Chèvre, etc., et l'on sait que les objets situés dans ce secteur de chevauchement seront vus en relief, grâce, précisément, à l'existence d'un chiasma incomplet, qui a été effectivement mis en évidence chez ces animaux. Les deux schémas *a* et *b* de la *figure 26*, qui illustrent la théorie des entrecroisements de CAJAL (1911), montrent comment se projette, au niveau des centres, l'image d'un objet placé au-devant de l'animal, en vision panoramique (*a*) et semi-panoramique (*b*). Dans ce dernier cas, il est évident que l'objet situé tout entier dans le champ commun aux deux yeux ne sera vu stéréoscopiquement que grâce à la présence des fibres directes qui naissent des régions temporales de l'une et l'autre rétines : il existe ainsi pour chaque moitié de l'objet deux images rétinienne, droite et gauche, dont les projections vont se superposer au niveau des aires visuelles, ce qui est la condition de la vision en relief. De par sa construction, ce schéma implique donc non seulement l'existence de fibres non croisées, mais également une disposition groupée bien définie de leur lieu d'origine dans la rétine, et tout autant de leur lieu d'aboutissement dans les territoires de projection visuelle.

Peut-on penser alors que les fibres optiques directes rétinotectales du Pigeon jouent un tel rôle dans une perception visuelle stéréoscopique élaborée au niveau des toits ? Nous ne le pensons pas, car leur disposition anatomique ne répond pas aux conditions exigées par le schéma *b*. Nous avons montré, en effet, que les terminaisons

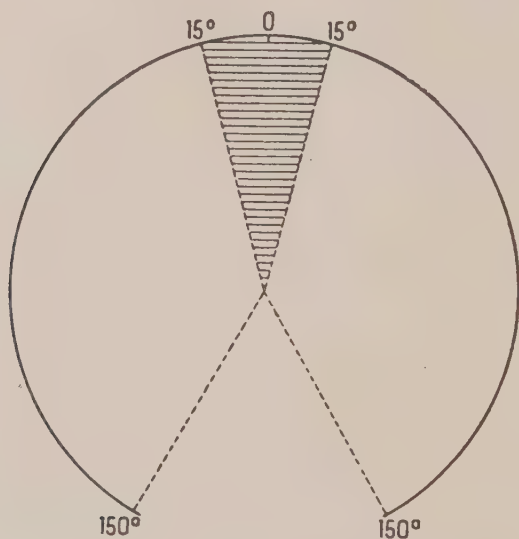


FIGURE 25 — Champ visuel du Pigeon

(d'après ROCHON-DUVIGNEAUX, 1943)

des fibres non croisées, loin de se grouper dans un territoire bien délimité du toit ipsilatéral, semblent s'y répartir de façon quasi homogène sur toute son étendue. D'un autre côté, nous ne connaissons rien du lieu de provenance de ces fibres dans la rétine, mais les faits ne sont pas en faveur, ici non plus, d'une origine séparée du contingent direct ; on sait en effet qu'il existe, chez le Pigeon, une représentation topographique de la rétine au niveau des toits (HAMDI et WHITTERIDGE, 1954) telle que chaque quart de la surface du toit corresponde à un quadrant rétinien. On peut donc s'attendre, sur la base de ces résultats, à ce que des fibres rétinotectales dont les terminaisons sont réparties à toute la surface tectale proviennent de points tout aussi dispersés de la rétine.

L'organisation du système des fibres directes paraît donc très différente de celle des Mammifères à vision semi-panoramique, et il semble dès lors difficile d'admettre que la présence de telles fibres ait la même signification fonctionnelle. En réalité, il nous apparaît

possible d'imaginer une autre hypothèse, basée sur le fait que le toit optique des Oiseaux cumule, selon toute vraisemblance, deux fonctions : s'il semble bien, d'une part, constituer un centre de perception visuelle, il se présente d'autre part également comme un foyer d'activité réflexe, les axones centrifuges de ses neurones profonds

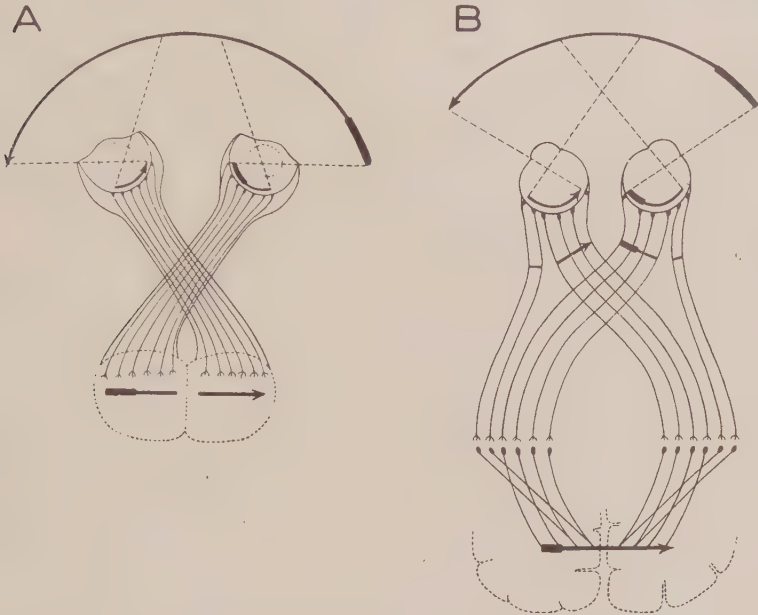


FIGURE 26 — Schémas de la projection visuelle centrale selon la théorie des entrecroisements, de CAJAL

- a* : chez les Vertébrés inférieurs (axes optiques très divergents, chiasma total).
- b* : chez les Mammifères à vision semi-panoramique (axes optiques moins divergents, chiasma incomplet).

(d'après CAJAL, 1911)

allant former une importante voie efférente motrice, qui se dirige vers le bulbe et la moelle. Rappelons qu'un certain nombre d'études, essentiellement fondées sur la stimulation électrique ou l'activation chimique, ont été consacrées à cette fonction motrice du toit chez les Oiseaux ; parmi les plus récentes, nous citerons en particulier les travaux de MORUZZI (1946, *a* et *b* ; 1948). La « voie optique réflexe », selon le terme même de CAJAL (1911), serait ainsi formée par l'articulation, dans le toit, des fibres optiques croisées issues de la rétine contralatérale avec les fibres motrices tectofuges. Il y aurait ainsi

deux systèmes réflexes, équivalents et symétriques, centrés chacun au niveau d'un toit.

Or, dans l'hypothèse d'un chiasma optique total, ces deux centres auraient, on peut le penser, une très grande indépendance l'un vis-à-vis de l'autre ; par contre, si l'une et l'autre de ces voies réflexes comportent, outre le contingent croisé, un contingent visuel de fibres directes, même numériquement moins important, il en résulte que chaque toit pourra recevoir non seulement les excitations visuelles jouant sur les quatre quadrants de la rétine contralatérale, mais également celles qui parviennent aux différentes régions de la rétine ipsilatérale. Autrement dit, chaque toit serait ainsi sollicité par des informations visuelles venues des deux côtés du corps, et l'on imagine sans peine l'utilité d'un tel dispositif pour la coordination motrice.

Nous semblons ainsi introduire une séparation entre « fonction de perception » et « activité réflexe » au niveau du toit optique : une telle distinction peut certes paraître artificielle, étant donné que les fibres sont étroitement intriquées, et que la classique séparation spatiale entre aire visuelle, centre de perception, et tubercule quadrijumeau antérieur, centre réflexe, telle qu'elle est présente chez les Mammifères, n'existe pas ici. Il faut dire néanmoins que, pour CAJAL, cette séparation existe chez les Oiseaux, bien que partielle, à l'intérieur même du toit : les fibres optiques afférentes s'articuleraient avec deux types différents de neurones tectaux, chaque type correspondant à l'une des deux fonctions du toit. Il admet de plus que les fibres de la « voie optique afférente » qu'il suppose affectée à la perception, par opposition à la « voie optique réflexe », aboutiraient sur les dendrites de cellules qui, dit-il, ressemblent curieusement aux petits neurones caractéristiques du cortex visuel des Mammifères (qui font défaut dans le tubercule quadrijumeau antérieur).

Peut-être pourrait-on alors supposer que les fibres directes ainsi mises en évidence ici font uniquement partie de la « voie optique réflexe » et ne jouent pratiquement aucun rôle dans la perception proprement dite. Il n'est pas inutile de souligner en effet que, ces fibres naissant probablement de neurones rétiniens relativement peu nombreux et éloignés les uns des autres, ne pourront jouer que médiocrement, en raison même de cette dispersion, dans la reconnaissance des formes. Certes, un tel système de projection pourrait être utile pour l'appréciation grossière d'autres qualités, telles que des différences d'éclairement, ou encore les mouvements des objets, autres informations susceptibles d'être à l'origine d'incitations motrices coordonnées.

Il convient de souligner un dernier point : plus qu'un « foyer optique réflexe », le toit semble se présenter comme un « centre d'as-

sociation ». Cette notion a été basée par les anatomistes (CAJAL, 1911 ; KAPPERS, HUBER et CROSBY, 1936) sur le fait que les fibres afférentes des diverses sensibilités (visuelles, acoustiques, somesthésiques) se projettent au niveau du toit non en des aires distinctes, mais dans des territoires qui se recouvrent très largement, de telle sorte que leurs terminaisons aboutissent dans les mêmes groupes neuroniques, et même sur des neurones communs (CAJAL). Cette fonction d'association s'exercerait pour chaque toit, sur les influx hétérogènes issus de récepteurs périphériques du côté opposé du corps, mais probablement aussi, pour une part moins importante, sur des afférences ipsilatérales.

Toutefois, le problème du rôle fonctionnel des fibres directes des Oiseaux ne pourra être définitivement résolu que par une exploration fine des champs rétiniens, qui permette de déterminer la répartition des points d'origine de ces fibres, ainsi que celle des territoires du toit ipsilatéral qui leur correspondent.

Un second problème est soulevé par la mise en évidence, au niveau du striatum, de deux foyers symétriques qui répondent aux excitations visuelles, indépendamment, semble-t-il, des toits optiques. Il serait alors intéressant de connaître l'importance fonctionnelle relative des deux centres télencéphalique et mésencéphalique.

Maints auteurs, on l'a vu, ont apporté des descriptions du comportement de pigeons ayant subi l'ablation, les uns du télencéphale, les autres des lobes optiques. Or il est assez frappant que les troubles le plus souvent décrits soient très analogues dans les deux cas : ils ont été généralement rapportés à une « agnosie visuelle ». On pourrait en conclure que les deux centres sont pratiquement équivalents, mais que, pour une raison indéterminée, l'intégrité de l'ensemble de ces structures est indispensable à l'Oiseau. Cependant, il est permis de se demander si les déficits observés, essentiellement d'ordre psychique et moteur, ne seraient pas transitoires et dus à de tout autres causes que la suppression fonctionnelle d'un centre visuel. Du reste, certains auteurs signalent le retour à un comportement apparemment normal après un délai plus ou moins long. Nous-même avons pu constater une telle récupération trois semaines après l'ablation des deux lobes optiques.

La solution d'un tel problème nous paraît devoir être cherchée dans l'examen méthodique des oiseaux opérés, au moyen de tests précis des différentes modalités de la vision.

Un autre point mérite d'être signalé en ce qui concerne les projections télencéphaliques : il semble que les incitations visuelles gagnent, pour une certaine part, la couche corticoïde d'une région bien déli-

mitée des hémisphères. Il paraît probable qu'il s'agit d'une véritable « aire visuelle », certes assez rudimentaire, et que la voie optique corticopète du Pigeon est analogue à celle des Mammifères, c'est-à-dire qu'elle comporte une articulation synaptique au niveau du noyau genouillé latéral du thalamus. Nous n'avons pu encore apporter la confirmation expérimentale de l'existence d'un tel relais, cependant elle nous paraît des plus plausibles. Toutefois l'analogie de ce système visuel télencéphalique avec celui des Mammifères reste assez lointaine, du fait que les fibres qui atteignent la couche corticoïde paraissent toutes relayer au niveau du striatum, qui représente, on le sait, le précurseur des ganglions gris de la base.

Le cervelet des Oiseaux, par contre, présente, malgré l'absence d'hémisphères latéraux, une nette ressemblance avec celui des Mammaliens : des études physiologiques, maintenant classiques (BREMER, 1924 ; BREMER et LEY, 1927), ont mis en relief chez le Pigeon l'importance du cervelet comme centre de contrôle du tonus postural. Les travaux d'anatomie comparée montrent du reste que son organisation est tout à fait analogue à celle du vermis des Mammifères, tant au point de vue de la distribution de ses diverses afférences (LARSELL, 1948, 1952) qu'à celui de l'architecture de son écorce.

On sait en effet que le vermis mammalien se divise en différents lobules, composés de folia en nombre variable, mais que l'on peut toujours reconnaître d'un animal à l'autre dans une même espèce, ou d'une espèce à l'autre, par la situation des fissures profondes, qui sont, elles, constantes. Or, chez les Oiseaux, on retrouve facilement ces différents lobules, et l'on constate qu'ils reçoivent les mêmes types d'afférences, dans le même ordre que chez les Vertébrés supérieurs, c'est-à-dire d'avant en arrière, des fibres somesthésiques pour le lobulus centralis, le culmen, le déclive antérieur ; des fibres — d'origine tectale — en rapport avec la vision, et probablement l'audition, pour le déclive postérieur, le folium tuber, la pyramis ; enfin, des fibres vestibulaires pour le lobe flocculonodulaire.

D'autre part, l'organisation générale du cortex cérébelleux apparaît pratiquement la même que celle des animaux supérieurs, à quelques petites différences près : les arborisations dendritiques des cellules de Purkinje, et celles des grains, sont un peu moins développées, ainsi que les terminaisons des fibres grimpantes ; par contre, les cellules à corbeilles sont plus nombreuses (CAJAL, 1911).

Aussi, les résultats de l'exploration fine des cellules de Purkinje nous paraissent-ils avoir une portée générale : on peut s'attendre à les retrouver chez les Mammifères, sous une forme peut-être plus complexe.

CONCLUSIONS

Notre travail comporte, comme thème essentiel, l'analyse, par les méthodes de l'exploration oscillographique, de l'activité électrique suscitée à divers niveaux du système nerveux central du Pigeon, mésencéphale, télencéphale et cervelet, par la mise en jeu de la voie optique. A cette recherche fonctionnelle des projections visuelles a été adjoint un certain nombre d'études histologiques complémentaires, dont celle, en particulier, de la voie optique primaire. Les points principaux mis en évidence sont les suivants :

1° La stimulation unilatérale de la voie visuelle évoque une réponse simultanément sur les deux toits optiques.

2° La réponse du toit ipsilatéral n'est pas due à des influx venant du toit contralatéral par des voies commissurales, car l'interruption de ces dernières ne modifie pas cette réponse.

3° Elle est due à l'existence de fibres optique non croisées au niveau du chiasma, que nous avons mises en évidence par les méthodes de dégénérescence. Les systèmes commissuraux joueraient cependant un rôle dans une action dynamogénisante réciproque des toits.

4° La stimulation de la voie visuelle évoque aussi des réponses dans une zone limitée de la surface dorsomédiane du télencéphale.

5° Ces réponses naissent non dans le neopallium superficiel, mais en profondeur dans le striatum.

6° La voie d'afférence de ce centre visuel striatal ne passe pas par les toits optiques, car les réponses télencéphaliques persistent après l'ablation des deux toits.

7° La stimulation de la voie visuelle, ou du toit optique, évoque enfin, sur la région dorsale du cervelet, des réponses dont l'élément caractéristique est tardif.

8°— L'exploration fine du cortex cérébelleux au moyen de micro-électrodes a montré que cet élément tardif était constitué par la réponse des cellules de Purkinje mises en jeu par la stimulation visuelle.

Vu, le Doyen :
BINET

Vu, le Président de Thèse :
PARROT

Vu et Permis d'imprimer,
le Recteur de l'Académie de Paris :
SARRAILH

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN (E.D.) et MORUZZI (G.). — Impulses in the pyramidal tract. (*J. Physiol., London*, 1939, 97 : 153-199.)
- ALBE-FESSARD (D.) et BUSER (P.). — Explorations de certaines activités du cortex moteur du Chat par microélectrodes : dérivations endosomatiques. (*J. Physiol., Paris*, 1953, 45 : 14-16.)
- BECHTEREW (W.). — Ueber die Funktion der Vierhügel. (*Pflüg. Arch.*, 1884, 33 : 413-439.)
- Die Funktionen der Nervencentra, 2. (Gustav Fischer, Iéna, 1909.)
- BELLONCI (J.). — Les lobes optiques des Oiseaux. (*Arch. ital. de biol.*, 1883, 4 : 21.)
- BENOIT (J.). — Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. II. Etude du mécanisme de la stimulation par la lumière de l'activité testiculaire chez le Canard domestique. Rôle de l'hypophyse. (*Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 1937, 71 : 393-437.)
- BISHOP (G.H.) et O'LEARY (J.L.). — The polarity of potentials recorded from the superior colliculus. (*J. cell. comp. Physiol.*, 1942 a, 19 : 289-300.)
- Factors determining the form of the potential record in the vicinity of the synapses of the dorsal nucleus of the lateral geniculate body. (*J. cell. comp. Physiol.*, 1942 b, 19 : 315-331.)
- BOUILLAUD (J.). — Recherches expérimentales sur les fonctions du cerveau. (*J. Physiol. exp. path.*, 1830, 10 : 36-98.)
- BREMER (F.). — Recherches sur la physiologie du cervelet chez le Pigeon. (*C.R. Soc. Biol., Paris*, 1924, 90 : 381-387.)
- Analyse oscillographique des réponses sensorielles des écorces cérébrale et cérébelleuse. (*Rev. Neurol.*, 1952 a, 87 : 65-92.)
- Interaction, dans l'aire auditive du Chat, des influx transmis par le corps calleux et des influx sensoriels spécifiques. Interprétation physiologique des données. (*Rev. Neurol.*, 1952 b, 87 : 162-164.)
- BREMER (F.), DOW (R.S.) et MORUZZI (G.). — Physiological analysis of the general cortex in reptiles and birds. (*J. Neurophysiol.*, 1939, 11 : 473-487.)
- BREMER (F.) et LEY (R.). — Recherches sur la physiologie du cervelet chez le Pigeon. (*Arch. int. Physiol.*, 1927, 28 : 58-95.)

- BREMER (F.) et STOUPEL (N.). — Interprétation de la réponse de l'aire visuelle corticale à une volée d'influx sensoriels. (*Arch. int. Physiol.*, 1956, 64 : 234-250.)
- BROCK (L.G.), COOMBS (J.S.) et ECCLES (J.C.). — Intracellular recording from antidromically activated mononeurons. (*J. Physiol., London*, 1952, 117 : 431-460.)
- BRODAL (A.), KRISTIANSEN (K.) et JANSEN (J.). — Experimental demonstration of a pontine homologue in birds. (*J. comp. Neurol.*, 1950, 92 : 23-70.)
- BUSER (P.). — Analyse des réponses électriques du lobe optique à la stimulation de la voie visuelle chez quelques Vertébrés inférieurs. (*Thèse de Sciences*, Masson, Paris, 1955, 162 pages.)
- CAJAL (S.R.). — Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo, VII, Terminación central del nervio optico. (*An. Soc. esp. Hist. nat.*, 1894.)
- Histologie du système nerveux de l'Homme et des Vertébrés. (Maloine, Paris, 1911.)
- CRAIGIE (E.H.). — Multilaminar cortex in the dorsal pallium of the emu, *Dromiceus novae-hollandiae*. (*Psychiat. en Neurol. Bl.*, 1934, 702.)
- CREPAX (P.) et POMPEIANO (O.). — Attività elettrica dei lobi ottici del piccione mesencefalico. (*Atti Accad. nazion. Lincei., R.C. Cl. Sci. fis. mat. nat. Ital.*, 18 : 409-412.)
- CURTIS (H.J.). — Intercortical connections of corpus callosum as indicated by evoked potentials. (*J. Neurophysiol.*, 1940 a, 3 : 407-413.)
- An analysis of cortical potentials mediated by the corpus callosum. (*J. Neurophysiol.*, 1940 b, 3 : 414-422.)
- DEXLER. — Untersuchungen über den Faserlauf im chiasma des Pferdes. (*Arch. aus. dem Prof. Obersteiner's Laboratorium*, Vienne, 1897.)
- DUSSER DE BARENNE (J.G.) et MC CULLOCH (W.B.). — Functional organization in the sensory cortex of the monkey (*Macaca mulatta*). (*J. Neurophysiol.*, 1938, 1 : 69-85.)
- ERULKAR (S.D.). — Tactile and auditory areas in the brain of the Pigeon. An experimental study by means of evoked potentials. (*J. comp. Neurol.*, 1955, 103 : 421-458.)
- ESSEN (J.) van. — Einiges über des Verhalten von Tauben nach einseitiger Hemisphärenabtragung. (*Z. Neur.*, 1931, 135 : 510-514.)
- FLOURENS (P.). — Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. (Paris, 1824.)
- GROEBBELS (F.). — Die Lage- und Bewegungsreflexe der Vögel. XII Mitt. Die Wirkung von Läsionen verschiedener Hirnteile auf die Lage- und Bewegungsreflexe der Haustaube und ihre anatomisch-physiologische Analyse. (*Pflüg. Arch.*, 1930, 225 : 340-356.)

- HAMDI (F.A.) et WHITTERIDGE (D.). — The representation of the retina on the optic tectum of the Pigeon. (*Quart. J. exp. Physiol.*, 1954, 39 : 111-119.)
- HESS (C.). — Die Accomodation bei Tauchervögel. (*Arch. vergl. Ophthalm.*, 1910, 1.)
- KALISCHER (O.). — Das Grosshirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung. (*Abh. preuss. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl.*, 1905, 105.)
- KAPPERS (A.), HUBER (G.) et CROSBY (E.C.). — The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. (Macmillan Co, N.Y., 1936.)
- KÜHNE (W.). — *Unters. physiol. Inst. Heidelberg*, 1876, 82.
- LARSELL (O.). — The development and subdivisions of the cerebellum of birds. (*J. comp. Neurol.*, 1948, 89 : 123-190.)
- The morphogenesis and adult pattern of the lobules and fissures of the cerebellum of the white rat. (*J. comp. Neurol.*, 1952, 97 : 281-356.)
- LARSELL (O.) et WHITLOCK (D.G.). — Further observations on the cerebellum of birds. (*J. comp. Neurol.*, 1952, 97 : 545-566.)
- LI (C.L.), CULLEN (C.) et JASPER (H.H.). — Laminar microelectrodes studies of specific somatosensory cortical potentials. (*J. Neurophysiol.*, 1956 a, 19 : 111-130.)
- Laminar microelectrode analysis of cortical unspecific recruiting responses and spontaneous rhythms. (*J. Neurophysiol.*, 1956 b, 19 : 131-143.)
- LONGET (F.A.). — Anatomie et Physiologie du système nerveux de l'Homme et des animaux vertébrés. (Paris, 1842.)
- LORENTE DE NÔ (R.). — Limits of variation of the synaptic delay of motoneurons. (*J. Neurophysiol.*, 1938 a, 1 : 187-194.)
- Analysis of the activity of the chains of internuncial neurons. (*J. Neurophysiol.*, 1938 b, 1 : 207-244.)
- Action potential of motoneurons of the hypoglossus nucleus. (*J. cell. comp. Physiol.*, 1947, 29, 207-287.)
- LORENZ (K.). — Vergleichende Bewegungstudien an Anatinen. (*Journ. f. Orn.*, 1941, 89 : 194-293.)
- LUCIANI (L.). — Das Kleinhirn. (Leipzig, 1893.)
- MAGENDIE (M.). — Leçons sur les fonctions et les maladies du système nerveux. (Paris, 1839.)
- MORUZZI (G.). — Azione dei lobi ottici sui movimenti delle palpebre negli uccelli. (*Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, 1946 a, 22 : 435-436.)
- Sul meccanismo della propagazione bilaterale del clono degli arti et degli effetti palpebrali prodotti dalla stricninizzazione di un lobo ottico negli uccelli. (*Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, 1946 b, 22 : 436-437.)
- Sulle funzioni motorie del lobi ottici negli uccelli. (*Arch. di Fisiol.*, 1948, 45 : 110-140.)
- MÜNZER (E.) et WIENER (H.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems der Taube. (*M Schr. Psychiatr.*, 1898, 3 : 379-406.)

- MYERS. — Beitrag zur Kenntniss des Chiasma und der Commissuren am Boden des dritten Ventrikels. (*Arch. Anat. Entwickel.*, 1902.)
- NOLL (A.). — Ueber das Sehvermögen und das Pupillenspiel grosshirnloser Tauben. (*Arch. f. Physiol.*, 1915, 350-372.)
- PATAY (R.). — Recherches sur la vision télencéphalique des Oiseaux. (*C.R. Acad. Sci. Paris*, 1953, 236 : 1821.)
- RENZI (P.). — Saggio di fisiologia sperim. sui centri nervosi della vita psic. (*Ann. Univ.*, 1863-1864, 185-187.)
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Les yeux et la vision des Vertébrés. (Masson, Paris, 1943.)
- ROGERS (F.T.). — Studies on the brain stem. VI. An experimental study of the corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive types of behavior. (*J. comp. Neurol.*, 1922, 35 : 21-51.)
- ROMEIS (B.). — Mikroskopische Technik. (Leibniz, München, 1948.)
- SALA. — Sulla fina struttura dei centri ottici degli uccelli. (*Lab. pat. gen. istol. R. univ. Pavia*, 1907.)
- SCHRADER (M.E.G.). — Ueber die Stellung des Grosshirns im Reflexmechanismus des zentralen Nervensystems der Wirbeltiere. (*Arch. exp. Path.*, 1892, 29 : 55-118.)
- SHAKLEE (A.O.). — The relative heights of the eating and drinking arcs in the pigeon's brain, and brain evolution. (*Amer. J. Physiol.*, 1921, 55 : 65-83.)
- SHIMAZONO (J.). — Das Kleinhirn der Vögel. (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1912, 80 : 397-449.)
- SINGER (S.) et MÜNZER (E.). — Beiträge zur Kenntniss der Sehnervenkreuzung. (Vienne, 1888.)
- STEFANI (A.). — Alcuni fatti sperimentali in contribuzione alla fisiologia dell'encefalo dei colombi. (Ferrare, 1881.)
- TEN CATE (J.). — Physiologie des Zentralnervensystems der Vögel. (*Ergebn. Biol.*, 1936, 13 : 93-173.)
- THAUER (R.) et PETERS (G.). — Sensibilität und Motorik bei lange überlebenden Zwischen-Mittelhirntauben. (*Pflüg. Arch.*, 1938, 240 : 503-526.)
- TINBERGEN (N.). — Social releasers and the experimental method required for their study. (*Wilson Bull.*, 1948, 60 : 6-51.)
- VOIT (C.). — Beobachtungen nach Abtragung der Hemisphären des Grosshirns bei Tauben. (*Sitzgs. bayer. Akad. Wiss., Math.-physik. Kl.*, 1868, 2 : 105-108.)
- WÄELCHLI. — Zur Topographie der gefärbten Kugel der Vögelnetzhaute. (*Gräfes Arch. Ophthal.*, 1883, 29.)
- WHITLOCK (D.G.). — A neurohistological and neurophysiological study of afferent fiber tracts and receptive areas of the avian cerebellum. (*J. comp. Neurol.*, 1952, 97 : 567-635.)

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	15
TECHNIQUES	17

Première partie

L'ACTIVITE DU MESENCEPHALE SUSCITEE PAR LA STIMULATION DE LA VOIE VISUELLE

Chapitre I. — RAPPEL ANATOMIQUE	25
Chapitre II. — ETUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE	29
A. Allure et topographie des réponses du toit optique à la stimulation de la voie visuelle	29
B. Interprétation de la bilatéralité des réponses des toits optiques . .	34
C. Interactions dynamiques au niveau des toits optiques	44
D. Conclusion	55

Deuxième partie

L'ACTIVITE DU TELENCEPHALE SUSCITEE PAR LA STIMULATION DE LA VOIE VISUELLE

Chapitre I. — RAPPEL ANATOMIQUE	59
Chapitre II. — ETUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE	65
A. Rappel historique	65
B. Caractéristiques des réponses de la surface du télencéphale à la stimulation de la voie visuelle	66
C. Origine réelle des réponses visuelles du télencéphale	70
D. Voie des afférences visuelles gagnant le télencéphale	75
E. Discussion	81

Troisième partie

L'ACTIVITE DU CERVELET SUSCITEE PAR LA STIMULATION
DE LA VOIE VISUELLE

Chapitre I. — RAPPEL ANATOMIQUE	85
Chapitre II. — ETUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE	92
A. Réponses cérébelleuses superficielles à la stimulation visuelle péri- phérique	92
B. Mise en évidence de la voie tectocérébelleuse	93
C. Exploration fine du cortex cérébelleux par microélectrodes	95
D. Discussion	98
DISCUSSION GÉNÉRALE	101
CONCLUSIONS	107
BIBLIOGRAPHIE	109

